

SÉRIE A, N° 319
N° D'ORDRE : 343

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

Le Titre de Docteur de l'Université

PAR

COVACIU-ULMEANU

PREMIÈRE THÈSE :

EFFORT VOLONTAIRE ET CHRONAXIE

Étude sur la modification de la chronaxie
au cours de la préparation
et après l'exécution du mouvement

DEUXIÈME THÈSE : Propositions données par la Faculté

Soutenues le 29 Février 1936 devant la Commission d'examen

MM. L. LAPICQUE, *Président.*

H. LAUGIER
ROBERT-LÉVY } *Examineurs.*

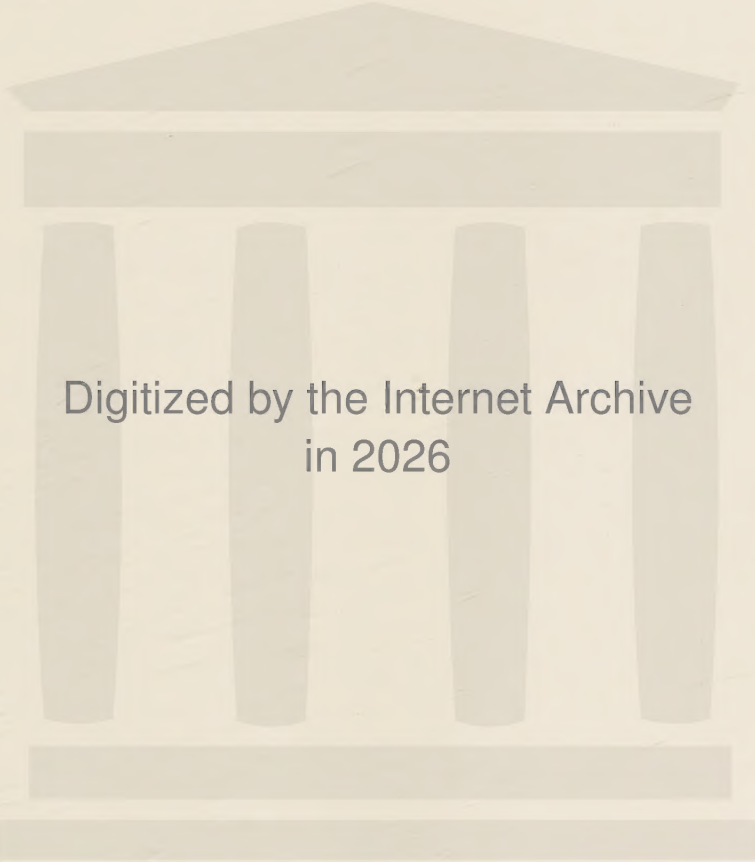
✕

PARIS

LES PRESSES MODERNES

96, Galerie Beaujolais - Palais Royal

1936



Digitized by the Internet Archive
in 2026

EFFORT VOLONTAIRE ET CHRONAXIE

**ÉTUDE SUR LA MODIFICATION
DE LA CHRONAXIE AU COURS DE LA PRÉPARATION
ET APRÈS L'EXÉCUTION DU MOUVEMENT**

SÉRIE A, N° 319
N° D'ORDRE : 343

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

le Titre de Docteur de l'Université

PAR

COVACIU-ULMEANU

PREMIÈRE THÈSE :

EFFORT VOLONTAIRE ET CHRONAXIE

Étude sur la modification de la chronaxie
au cours de la préparation
et après l'exécution du mouvement

DEUXIÈME THÈSE : Propositions données par la Faculté

Soutenues le Février 1936 devant la Commission d'examen

MM. L. LAPICQUE, *Président.*

H. LAUGIER
ROBERT-LÉVY } *Examineurs.*

— ✕ —

PARIS

LES PRESSES MODERNES

96, Galerie Beaujolais - Palais Royal

—
1936

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire..... M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.



Professeurs honoraires

H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.

Léon BRILLOUIN.
GOURSAT.
WALLERANT.
GUILLET.
PÉCHARD.
FREUNDLER.

AUGER.
BLAISE.
DANGEARD.
JANET.
LESPIEAU.
MARCHIS.
VESSIOT.

PROFESSEURS

G. BERTRAND..... T Chimie biologique.
M. CAULLERY..... T Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN..... T Chimie générale.
Emile BOREL..... T Calcul des probabilités et Physique mathématique.
Jean PERRIN..... T Chimie physique.
H. ABRAHAM..... T Physique.
E. CARTAN..... T Géométrie supérieure.
M. MOLLIARD..... T Physiologie végétale.
L. LAPICQUE..... T Physiologie générale.
A. COTTON..... T Recherches physiques.
J. DRACH..... T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
Charles FABRY.... T Enseignement de physique
Charles PÉREZ.... T Zoologie.
Léon BERTRAND... T Géologie structurale et géologie appliquée.
P. PORTIER..... T Physiologie comparée.
E. RABAUD..... T Biologie expérimentale.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.
Paul MONTEL..... T Théorie des fonctions et Théorie des transformations.
P. WINTREBERT... T Anatomie et histologie comparées.
L. BLARINGHEM... T Botanique.
O. DUBOSQ..... T Biologie maritime.
G. JULIA..... T Application de l'analyse à la Géométrie.
C. MAUGUIN..... T Minéralogie.
A. MICHEL-LÉVY... T Pétrographie.
H. BÉNARD..... T Mécanique expérimentale des fluides.
A. DENJOY..... T Calcul différentiel et calcul intégral.
L. LUTAUD..... T Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH.... T Physique théorique et physique céleste.
G. BRUHAT..... Physique.
E. DARMOIS..... Physique.
A. DEBIERNE..... T Radioactivité.
A. DUFOUR..... T Physique (P.C.B.).
L. DENOYER..... Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND. T Botanique (P.C.B.).

M. JAVILLIER..... Chimie biologique.
L. JOLEAUD..... Paléontologie.
ROBERT-LÉVY..... Zoologie.
F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
Henri VILLAT.... T Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB..... T Géologie.
P. PASCAL..... T Chimie minérale.
M. FRÉCHET..... T Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
E. ESCLANGON.... T Astronomie.
M^{me} RAMART-LUCAS T Chimie organique.
H. BÉGHIN..... T Mécanique physique et expérimentale.
FOCH Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER Physique (P.C.B.).
De BROGLIE..... T Théories physiques.
CHRÉTIEN Optique appliquée.
P. JOB Chimie générale.
LABROUSTE Physique du globe.
PRENANT Zoologie.
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
BOHN Zoologie (P.C.B.).
COMBES Botanique.
GARNIER T Calcul différentiel.
PÉRÈS Mécanique des fluides.
HACKSPILL Chimie (P.C.B.).
LAUGIER Physiologie générale.
TOUSSAINT Technique Aéronautique.
M. CURIE Physique (P.C.B.).
G. RIBAUD..... T Hautes températures.
CHAZY T Mécanique rationnelle.
GAULT Chimie (P.C.B.).
CROZE Physique.
DUPONT T Théories chimiques.
LANQUINE Géologie.
VALIRON Mathématiques.
BARRABÉ Géologie structurale et géologie appliquée.
MILLOT Zoologie (P.C.B.).
F. PERRIN..... Théories physiques.
VAVON Chimie organique.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire..... D. TOMBECK.

AVANT-PROPOS

Les recherches exposées dans ce mémoire ont été effectuées sous la direction du Professeur H. LAUGIER, au Laboratoire de Physiologie du Travail du Conservatoire National des Arts et Métiers (Paris), et ont été continuées à l'Institut d'Education Physique de Bucarest. Elles ont été faites dans le but d'apporter une contribution à l'étude de l'excitabilité neuro-musculaire après l'accomplissement de l'effort volontaire soutenu jusqu'à la fatigue, et de mettre en évidence les modifications de la chronaxie sous l'influence de l'entraînement physique.

Nous avons rattaché à ces recherches une autre série d'expériences. On sait que le mouvement volontaire est précédé par une préparation mentale. Il était donc intéressant que les documents concernant la modification de la chronaxie après l'exécution du mouvement soient complétés par les données recueillies pendant la phase prémotrice. C'est cette partie du présent travail que le Professeur L. LAPICQUE a bien voulu me confier, tout en m'indiquant le plan directeur. Au cours des expériences, qui, souvent se sont révélées très laborieuses et délicates, j'ai à plusieurs reprises fait appel à ces précieux conseils. Qu'il veuille bien me permettre de lui exprimer ici ma sincère gratitude.

Je tiens à dire toute ma profonde reconnaissance au

Professeur H. LAUGIER, qui m'a donné en toute occasion la preuve de son bienveillant intérêt. Il m'a largement ouvert ses laboratoires et il m'a assuré les meilleures conditions de travail, ne manquant jamais de me prodiguer ses conseils. Il sait les sentiments d'admiration et d'estime que je lui garde.

Je remercie M^{lle} D^r B. NÉOUSSIKINE de tout ce qu'elle a fait pour me faciliter l'acquisition de la technique chronaximétrique.

Le Docteur WL. LIBERSON a contribué à la réalisation des conditions difficiles d'une partie de mes expériences et m'a aidé dans ce travail. Au cours d'autres recherches, j'ai apprécié sa collaboration, qui restera pour moi un agréable souvenir.

J'emporte les meilleures impressions des collaborateurs du Laboratoire.

J'exprime mes vifs remerciements au Ministère de la Défense Nationale, à l'Office National d'Education physique et à l'Institut Militaire d'Education physique de Bucarest, qui ont facilité mes voyages d'études et mon séjour en France.

INTRODUCTION

Le mouvement volontaire traduit la plupart des manifestations extérieures de l'activité cérébrale de l'homme. Dans la grande diversité des activités motrices, il constitue à chaque instant, un élément important. Le travail de l'ouvrier, l'entraînement du soldat, les exercices sportifs, les jeux d'enfants, impliquent avec la même nécessité, la présence du contrôle volontaire du mouvement. On sait, en effet, à quel point ce contrôle se répercute sur le rendement, tant au point de vue quantitatif que qualitatif.

En ce qui concerne l'économie du travail, les renseignements qu'on tire de l'étude du mouvement volontaire, présentent une importance particulière pour la rationalisation du geste et pour la mise en évidence de ses caractères au cours de diverses circonstances, comme par exemple dans la fatigue musculaire et dans l'apprentissage. Pour l'éducation physique, la considération de ce mouvement se révèle d'une grande valeur dans l'étude de la marche, de la course, du saut, etc. L'on sait également, que l'exécution correcte de la gymnastique ainsi que la réalisation des performances physiques exceptionnelles, exige une haute coordination du mouvement volontaire.

Or, le mécanisme de ces différents mouvements reste incompréhensible si l'on ne connaît pas les lois essentielles et générales du mouvement volontaire le plus

simple. D'autre part, on ne peut pas se rendre compte des phénomènes de fatigue musculaire et d'entraînement, sans connaître les principaux faits concernant ce mécanisme. Qu'il s'agisse d'un travail utilitaire ou des exercices d'agrément, on retrouve à la base, les mêmes éléments du mouvement volontaire coordonné.

Avant de présenter les résultats de nos recherches personnelles, concernant les modifications de l'excitabilité du neurône périphérique au cours de l'effort physique, nous avons jugé utile de résumer le plus brièvement possible, quelques notions importantes de la physiologie de la coordination du mouvement.

COORDINATION DES MOUVEMENTS ET MOUVEMENT VOLONTAIRE

Lorsqu'on excite électriquement un muscle ou son nerf moteur, on voit apparaître une contraction n'intéressant que ce muscle. Lorsque cette excitation porte sur la zone motrice de l'écorce cérébrale, il en résulte un mouvement auquel coopèrent d'une façon plus ou moins coordonnée, un certain nombre de muscles distincts. Il en est de même, lorsque l'excitation porte sur un nerf sensitif ou sur une zone sensorielle réceptrice quelconque. Le fait essentiel qui apparaît ainsi, c'est la présence d'une certaine coordination dans l'accomplissement du mouvement. Cette coordination implique la participation au mouvement des trois catégories de muscles, dont le rôle a été clairement compris déjà par Duchenne de Boulogne (27). Ce sont les agonistes, les synergistes et les antagonistes.

Le mouvement volontaire est, lui aussi, un mouvement coordonné. Il est même le plus hautement coordonné de tous les autres mouvements. Ce qui permet de

le distinguer des autres mouvements naturels, c'est qu'il est exécuté dans un but déterminé à l'avance. Le trajet à suivre pour arriver à ce but, fait l'objet d'une préoccupation mentale qui précède l'action à effectuer [Soury (73), Wacholder (81)]. Mais, dans ses manifestations extérieures le mouvement volontaire comme tout mouvement coordonné, exige la coopération des agonistes, des antagonistes et des synergistes. La méthode graphique et chronophotographique introduites dans la technique physiologique par Marey, ont facilité l'étude des détails concernant l'intervention de ces trois catégories de muscles. C'est ainsi que Beaunis (8), Athanasiu (6), Richer (66), pour ne citer que ces auteurs, ont pu vérifier la théorie de Duchenne.

Récemment, Wacholder (81) a fait progresser cette étude, grâce à l'application de la méthode électromyographique.

Il a été démontré ainsi, que la coordination volontaire s'appuie en dernière analyse sur les mêmes processus fonctionnels qui sont à la base de l'activité réflexe élémentaire. C'est ainsi que les phénomènes d'excitation, d'inhibition, d'innervation réciproque qui constituent la coordination la plus élémentaire, la coordination médullaire, ont été ici retrouvés. Il ne s'agit en somme, du moins en ce qui concerne les manifestations extérieures, que des différences dans la complexité de la succession de tous ces processus et dans la rapidité avec laquelle les uns peuvent faire place aux autres. Ce sont ces caractères qui assurent une plasticité extrêmement élevée au mouvement volontaire. L'exposé des principes essentiels régissant la coordination médullaire, nous permettra d'entrevoir de quels éléments est faite sa complexité.

La coordination médullaire

C'est à Sherrington que nous devons la plupart de nos connaissances sur la coordination médullaire (23). Cette coordination trouve sa plus simple expression dans ce qu'il appela *la loi de l'innervation réciproque*. Voici brièvement exposés les faits que cette loi exprime.

Si chez un animal médullaire l'on porte une excitation sur un nerf sensitif ou sur une zone réceptrice quelconque, on constate l'apparition d'une certaine réponse réflexe. Pour fixer les idées, admettons que l'on met en jeu ainsi un réflexe ipsilatéral de flexion d'une patte postérieure. Ce réflexe ne se limite pas en général à un seul fléchisseur. Plusieurs muscles entrent en effet en contraction, notamment des fléchisseurs de la cuisse et ceux de la jambe. Les neurones moteurs innervant ces différents muscles présentent par conséquent simultanément un *état d'excitation*. Mais, cette excitation ne déborde jamais dans le domaine des extenseurs. Au contraire en même temps que les fléchisseurs se trouvent excités les neurones innervant les muscles antagonistes présentent un *état d'inhibition*. D'ailleurs cet état ne se traduit pas simplement par un relâchement passif des muscles antagonistes. Ce relâchement persiste encore, si en même temps qu'on provoque le réflexe de flexion, on porte une excitation sur un autre nerf sensitif, excitation qui, dans les conditions normales, aurait entraîné un réflexe d'extension. Pour expliquer ces faits, Sherrington admet que pendant la mise en jeu du réflexe de flexion, les cellules centrales qui sont en relation avec les extenseurs, subissent un *état d'inhibition active*. Le réciproque peut d'ailleurs également

s'observer : l'excitation primitive est portée sur les nerfs sensitifs dont la stimulation entraîne un réflexe d'extension ; la zone centrale de flexion se trouve alors dans un état d'inhibition.

Cette innervation réciproque ne se limite pas à un simple cas des deux groupes d'antagonistes. Ainsi dans certaines conditions d'excitation périphérique, on peut observer les faits suivants. En même temps que sur un membre donné, les fléchisseurs par exemple, se trouvent excités et les extenseurs inhibés, l'inverse est constaté sur le membre opposé. Notamment on y observe une excitation des extenseurs et une inhibition des fléchisseurs. On conçoit bien que les relations de réciprocité peuvent être encore plus complexes, lorsqu'on envisage les groupes musculaires des quatre membres.

Plusieurs chercheurs dont surtout Sherrington et son école (23) ont étudié en détail les aspects divers du fonctionnement réflexe. L'exposé de ces recherches sortirait des cadres de cette introduction. Aussi voudrions-nous simplement signaler les points qui présentent un rapport direct avec le sujet de notre travail.

La loi de l'innervation réciproque qui régit le fonctionnement des centres médullaires ne doit pas être considérée comme fixant des liens fonctionnels immuables entre les différents neurones. En effet, dans diverses circonstances, l'excitation d'un même territoire cutané peut entraîner des réponses réflexes différentes. C'est ainsi par exemple, que la présence ou l'absence de telle ou telle partie du système nerveux central, peut modifier complètement le caractère d'une réponse réflexe. Ainsi, une grenouille à mésencéphale intact, présente des réflexes plus généralisés qu'un animal médullaire [Schriever (70)]. D'autre part les excitations péri-

phériques peuvent également, largement influencer les caractères d'un réflexe. Citons à titre d'exemple le phénomène connu sous le nom d'inversion des réflexes, étudié par Sherrington et par Magnus [cité d'après (10)] : une même excitation peut provoquer la flexion ou l'extension de la patte, suivant la position du membre au moment de l'excitation. Il s'agit là, de l'influence de la posture sur le comportement de l'animal.

Ouchtomsky (64) et ses élèves ont fourni, d'autre part, des exemples où l'excitation périphérique effectuée artificiellement entraîne aussi des modifications de ce comportement. Dans les conditions initiales habituelles, l'excitation du rameau fémoro-cutané externe produit chez une grenouille médullaire une contraction réflexe du triceps fémoral ipsilatéral (extenseur). Par contre, l'excitation du nerf tibial ou cubital entraîne une contraction réflexe des fléchisseurs (semi-tendineux, entre autres). Or, après une excitation prolongée et modérée du nerf cubital, celle du rameau fémoro-cutané externe provoque le réflexe de flexion et non pas celui d'extension.

Enfin les recherches d'Orbeli (63) et de ses élèves, ont montré l'influence exercée par le système sympathique sur la durée de la période latente du mouvement réflexe de la patte postérieure de grenouille, en réponse à l'excitation chimique de la peau (réflexe de Turck).

On voit par conséquent l'importance des influences centrales et périphériques subies par les centres nerveux même les plus élémentaires. En ce qui concerne le mouvement volontaire, ces influences sont naturellement encore bien plus considérables.

Nos connaissances actuelles ne sont pas suffisantes pour que nous puissions représenter en détail le méca-

nisme de ces diverses interactions. L'étude de la chronaxie des neurones a permis dernièrement d'entrevoir ce mécanisme en ce qui concerne la coordination élémentaire. C'est d'ailleurs dans cette voie que nous avons entreprises nos recherches.

Voyons rapidement les notions essentielles sur lesquelles elle s'appuie.

SUBORDINATION ET AIGUILLAGE DE L'INFLUX NERVEUX

La chronaxie

En se fondant sur les recherches qui ont fait suite à celles des Fick (29), Hoorweg (32), Weiss (82), etc., sur le rôle de la durée de l'excitation électrique, Lapicque (39) a montré la possibilité de définir l'excitabilité d'un tissu quelconque par deux paramètres :

a) l'intensité nécessaire pour obtenir le seuil de l'excitation avec une fermeture prolongée du courant continu, dénommée *rhéobase*;

b) la durée du passage du courant nécessaire pour obtenir une réponse en employant une intensité double de la rhéobase. Cette durée porte le nom de *chronaxie*.

Les recherches entreprises par Lapicque et son école ont fourni à la physiologie neuro-musculaire des faits fondamentaux. Il a été ainsi établi, que chaque tissu vivant peut être caractérisé par une chronaxie qui lui est propre. La valeur de cette chronaxie fixe l'ordre de grandeur de la vitesse des processus d'excitation dont il est le siège. D'autre part, Lapicque a montré que la condition de passage de l'excitation d'un tissu à l'autre n'est réalisée que lorsqu'il existe un certain accord chro-

nologique entre ces deux tissus. Notamment cette condition est remplie, lorsque leurs chronaxies présentent un rapport qui ne dépasse pas sensiblement $1/2$. Ainsi les choses se passent, par exemple, dans le cas de la transmission de l'influx d'un nerf moteur au muscle qu'il innerve. C'est la loi de *l'isochronisme*.

Lorsqu'il s'agit du passage de l'influx d'un neurone à un autre, deux cas peuvent se présenter : 1) Les neurones sont isochrones et alors une seule excitation suffit pour provoquer l'activité du deuxième neurone ; 2) Les neurones sont *hétérochrones*, « le neurone récepteur » ayant la plus grande chronaxie ; alors ce neurone ne répond qu'après la répétition de l'excitation portée sur le premier (excitation itérative).

En ce qui concerne les réflexes, Lapicque distingue deux mécanismes. Dans le premier cas, une seule excitation suffit à déclencher la réponse réflexe. Il s'agit alors d'un réflexe dit *d'emblée* (ex. réflexe linguo-maxillaire). Dans le deuxième cas, sa mise en jeu nécessite la répétition des stimuli et le réflexe porte le nom *d'itératif* (ex. réflexe contro-latéral des pattes inférieures de grenouille). Dans le premier cas, le fonctionnement est isochrone ; dans le second, la nécessité de la répétition du stimulus pourrait être rapportée à l'hétérochronisme du neurone sensitif et du neurone central de l'arc réflexe.

Disjonction chronaxique

Par conséquent, la notion d'isochronisme permet d'entrevoir les règles essentielles du fonctionnement du système nerveux. Lapicque et ses élèves ont montré sur des multiples exemples, qu'une modification de la chro-

naxie provoquée sous l'influence de certains agents pharmacodynamiques (curare, strychnine, vératrine, nicotine), peut bloquer le passage de l'influx du nerf au muscle. Ainsi, par suite de l'action d'une de ces substances, le rapport des chronaxies du muscle et de son nerf moteur dépasse celui du simple au double ; l'influx nerveux ne peut pas être transmis au muscle. Il se produit une *disjonction chronaxique*. Ce phénomène est généralement connu sous le nom de curarisation.

La disjonction chronaxique peut d'ailleurs ne pas être produite seulement sous l'influence directe d'une substance chimique. L'état de fatigue musculaire entraînant une augmentation de la chronaxie musculaire, peut également avoir un effet curarisant. Il en est de même lorsque, chez les animaux à sang chaud, les troubles circulatoires se répercutent sur le rapport chronaxique neuro-musculaire.

Le même phénomène de disjonction peut se produire au niveau de n'importe quelle synapse, intercalée entre deux neurones.

Chronaxie de subordination

Dès 1907, dans un essai de théorie générale du fonctionnement nerveux, Lapicque (41) a étendu les notions de l'accord chronologique et de la disjonction chronaxique à l'étude du système nerveux central. Récemment, il a développé sa théorie, en s'appuyant sur des faits nouveaux.

Nous venons de voir que Sherrington a pu démontrer l'existence de réflexes limités strictement à un groupe musculaire fonctionnel donné. Notamment, l'excitation

d'un territoire déterminé entraîne dans certaines conditions initiales, une réponse réflexe des fléchisseurs ; l'excitation d'un autre territoire sensitif provoque un réflexe d'extension. Or, les anatomistes nous ont appris, que chaque neurone périphérique peut entrer en relation, par l'intermédiaire de multiples neurones intercalaires, avec un nombre considérable de neurones moteurs. Comment expliquer alors, qu'un influx nerveux déclenché dans un neurone sensitif, peut entrer en relation dans un cas avec les fléchisseurs, dans un autre avec les extenseurs ?

Lapicque a émis cette hypothèse, que l'aiguillage des influx vers un groupe de neurones moteurs ou vers un autre, est assuré par la présence ou par l'absence d'un certain accord chronologique des éléments mis en jeu dans un même arc réflexe. Ainsi s'explique la production de l'un, ou de l'autre réflexe, dans les conditions initiales données. Les faits observés par Bourguignon (11) concernant la présence d'un rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des fléchisseurs et celles des extenseurs chez l'homme, viennent corroborer cette manière de voir. Des faits semblables ont été retrouvés sur d'autres animaux par Bremer et Rijlant (14).

Cependant, nous avons vu que, même en ce qui concerne la coordination des centres nerveux inférieurs, il n'existe pas des liens fonctionnels immuables entre les différents neurones. Le fonctionnement du système nerveux apparaît comme étant doué d'une certaine plasticité. Cette plasticité s'impose d'autant plus à l'attention des physiologistes, que des étages du système nerveux central de plus en plus élevés sont conservés. Il a été déjà rappelé, qu'une modification du fonctionnement réflexe peut résulter de l'intervention de multiples

facteurs. Ainsi une excitation périphérique, une modification de posture, l'action du système nerveux végétatif, l'intervention de l'activité de divers centres nerveux supérieurs peuvent être à l'origine de l'inversion des réflexes.

Pour expliquer la possibilité de cette inversion à la lumière de la théorie du fonctionnement général du système nerveux émise par Lapicque, il fallait admettre que les rapports chronaxiques entre les divers neurones ne sont pas, eux non plus, immuables. En d'autres termes, il fallait admettre que ce rapport peut subir des modifications sous l'action des facteurs que nous venons d'énumérer. Ainsi, si sous l'influence de l'un de ces facteurs un réflexe de flexion est converti en un réflexe d'extension, il faut admettre qu'il se produit quelque part sur le trajet de l'arc réflexe, une disjonction entre les chronaxies de certains neurones appartenant à cet arc, et celles qui sont en liaison avec les muscles fléchisseurs. Au contraire, une modification des chronaxies innervant les extenseurs les rapprocherait de celles des autres neurones mis en jeu dans ce réflexe.

La valeur de la chronaxie d'un neurone donné est par conséquent subordonnée aux influences extérieures. C'est cette notion capitale, découlant de l'examen même du fonctionnement du système nerveux central, qui se trouve impliquée dans la théorie récente de Lapicque concernant la subordination. Dans cette théorie, Lapicque fait la distinction entre les chronaxies dites *de constitution* et celles dites *de subordination*. Cette manière de voir ne s'appuie pas seulement sur des considérations *a priori*, que nous venons d'exposer, mais elle a pour base de faits multiples, qu'un grand nombre de chercheurs ont mis en évidence. Rappelons-les brièvement.

Recherches sur la subordination

Les premières recherches expérimentales concernant la subordination ont été faites par M. Lapicque (47). Cet auteur a constaté qu'après la section du nerf sciatique de la grenouille se produit une augmentation de sa chronaxie. Puis L. et M. Lapicque (44) ont noté que les chronaxies des antagonistes chez le triton, s'égalisaient après la décapitation de l'animal. Reprenant sur le chien (44) et sur la grenouille (45) l'étude systématique du problème, ces auteurs sont arrivés à la conclusion que : « le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes résulte, non d'une propriété des muscles ou des nerfs périphériques, mais d'une action des centres encéphaliques ». Achelis (1), quoique utilisant une autre méthode d'étude, confirme la modification de l'excitabilité des nerfs sous l'influence des centres. D'autres travaux de M. Lapicque (48) sont venus ensuite préciser le rôle des centres encéphaliques dans l'action de subordination de la chronaxie des neurones périphériques.

Cependant, il semble que ces centres ne sont pas les seuls à créer des états de subordination. Comme Bonvallet (10) l'a montré chez le rat, le tissu médullaire séparé des centres supérieurs par une section de la moëlle au niveau thoracique, acquiert le pouvoir de créer un état de subordination sur les neurones moteurs des muscles des pattes postérieures et de rétablir au bout d'un certain temps le rapport de 1 à 2 entre les chronaxies des antagonistes.

D'autre part, cette action des centres ne s'exerce pas seulement sur les neurones périphériques, mais aussi sur d'autres neurones centraux. Cardot et ses collabo-

rateurs (17) ont montré en effet, que chez le chien éveillé la chronaxie des différents centres de la région motrice de l'écorce cérébrale est très différente d'un moment à l'autre. Enfin, même les neurones périphériques peuvent exercer une influence sur l'état des centres supérieurs. Parmi les influences périphériques responsables de ces modifications, on peut citer les excitations thermiques [A. et B. Chauchard et Denissof (18), Rizzolo (67)] ; les excitations labyrinthiques [Altenburger et Wolf (4) chez l'homme, Bonvallet et Rudeanu (10) chez le pigeon] ; les excitations réflexes produites par changement de la posture [Laugier, Liberson et Néoussikine (51) chez l'homme, Mollaret (60) chez le chien, Rudeanu et Bonvallet (68) chez le pigeon] ; mentionnons encore qu'en supprimant les excitations lumineuses par la section des nerfs optiques de la grenouille, Schriever (71) a observé une modification de la subordination médullaire.

Récemment, Monnier (61) a fait une théorie physico-chimique de la subordination.

A la lumière de toutes ces recherches, les données apportées antérieurement par Bourguignon (11) concernant la répercussion des lésions périphériques sur les chronaxies, ainsi que par Marinesco et Bourguignon (56) et leurs collaborateurs (26, 57) sur la modification des chronaxies dans diverses affections du système nerveux central, peuvent être rattachées aux phénomènes généraux de subordination.

BUT DE NOTRE RECHERCHE

Nous avons vu l'importance des processus de la subordination dans l'activité réflexe coordonnée des êtres

vivants. Nous avons également dit, que la production du mouvement volontaire le plus coordonné de tous les autres mouvements naturels et présentant en même temps la plasticité la plus souple et la plus variée, doit impliquer le jeu continuuel de la subordination chronaxique. Cependant, il est évidemment impossible de suivre ce jeu dans toute sa complexité au cours de l'effort volontaire. Nous sommes réduits en effet, de ne pouvoir examiner directement que les caractères chronologiques des neurones périphériques. Les modifications de ces caractères que nous pouvons constater sur ces neurones, ne font que témoigner des processus complexes qui se déroulent aux différents étages du système nerveux central, mais elles ne peuvent évidemment pas nous renseigner quant aux détails de ces processus. Cependant, telles que nous les constatons, elles présentent un critère précieux et objectif de ces différents processus centraux. C'est ainsi, par exemple, que Bourguignon (12) a pu récemment voir que la contraction volontaire d'un muscle donné s'accompagne d'une modification de chronaxie de son antagoniste.

Dans le présent travail, nous avons cherché à mettre en évidence les modifications chronaxiques périphériques qui témoignent de trois aspects différents de l'effort volontaire :

1° Le caractère fondamental qui s'attache à ce genre de mouvement est la présence d'un but à poursuivre ; c'est une attitude mentale qui traduit la préparation d'un mouvement. Le fonctionnement des centres nerveux supérieurs, qui a lieu au cours de cette phase pré-motrice, se traduit-il sur le neurone périphérique par une modification chronaxique ? Certains travaux, dont nous faisons l'analyse au chapitre suivant, légitiment

la position de ce problème. Nous verrons plus loin que de telles modifications se produisent effectivement.

2° La modification prémotrice des rapports de chronaxies des divers neurones centraux dont la répercussion peut être constaté au niveau des neurones périphériques, se prolonge et évolue au cours du même mouvement.

Lorsqu'il s'agit d'un effort musculaire volontaire soutenu jusqu'à l'apparition de l'état de fatigue, les disjonctions chronaxiques qui peuvent en résulter influent à leur tour sur l'exécution coordonnée de cet effort. Il est donc important de bien connaître l'évolution de ces modifications chronaxiques au cours d'un effort musculaire fatigant.

3° L'état d'entraînement musculaire se traduit en particulier par une amélioration de la coordination des mouvements. Il était intéressant, par conséquent, de voir comment évolue, avec la répétition des exercices, la modification des chronaxies que l'on constate à la suite d'une telle période d'apprentissage.

CHAPITRE PREMIER

MODIFICATIONS DE LA CHRONAXIE DES NEURONES PÉRIPHÉRIQUES AU COURS DE LA PHASE PRÉMOTRICE

POSITION DU PROBLÈME

Nous venons de rappeler les recherches essentielles concernant la chronaxie de subordination. La plupart de ces recherches ont trait à la modification de l'excitabilité qui agit et se répercute sur l'aiguillage de l'influx mis en jeu par l'activité des centres réflexes inférieurs. Or, dans un effort volontaire, les modifications d'aiguillage se produisent à chaque instant dans la phase qui précède l'exécution du mouvement. C'est ce que les psychologues appellent « la forme prémotrice de l'attention » : « ...il y a des formes d'attention principalement prémotrices, bien que le déclenchement de la réaction reste en général subordonné à quelque signal sensoriel. Ainsi le coureur au départ, prêt à s'élancer au coup de pistolet, exerce son activité préparatrice, au cours de l'attente, dans le sens des mouvements qui vont s'effectuer, de l'élan initial qui doit le projeter et qui peut avoir pour une course sur distance réduite, une importance capitale » [Piéron (65)].

Cet auteur admet en outre que dans cette forme d'attention, correspondant à une activité de préparation, la tension statique des muscles atteint un très haut de-

gré, surtout celle des muscles qui vont entrer en jeu au moment de la détente. Il se produirait donc, au cours de la préparation de l'effort volontaire, une diffusion de l'excitation et un accroissement de la tonicité musculaire.

D'autre part, au cours d'une recherche récente, Liberson (55) a montré que l'attitude mentale influe sur le rythme et sur la forme du mouvement volontaire. Ainsi lorsqu'on invite un sujet à faire des mouvements rythmiques de flexion des doigts au rythme maximum réalisable, ce rythme est sensiblement plus rapide et la forme de trajectoire du doigt est différente de ce que l'on trouve quand on demande au sujet de faire le mouvement rythmique d'extension. Or, ce sont les mêmes muscles qui participent au mouvement dans les deux cas.

Notons encore que Lange (38) a observé, en 1888, un raccourcissement notable des temps de réaction, sous l'influence favorable de l'attention au cours de la phase motrice de cette activité réactionnelle. Depuis, beaucoup d'autres auteurs ont confirmé que cette diminution est très importante ; elle se manifeste par l'accroissement d'efficacité et se produit surtout dans la phase motrice de la réaction, permettant une diminution considérable du temps perdu du mouvement.

Pour expliquer cette diminution, on a pensé aux phénomènes de dynamogénie et d'inhibition, deux processus dont l'intervention simultanée peuvent nous rendre compte de l'orientation d'activité et du renforcement électif. Or, d'après la conception de Lapicque, l'état d'inhibition n'est qu'une modalité spéciale de l'aiguillage de l'influx nerveux. « L'ordre de la volonté, disons la variation électrique, lancée dans la moëlle par le

cerveau, détermine l'un ou l'autre de ces mouvements suivant qu'elle sera accordée sur l'une ou l'autre de ces valeurs... » « L'inhibition est simplement l'aiguillage considéré par rapport aux voies fermées » (40).

C'est en faisant appel à la notion de chronaxie de subordination que Drabovitch et Chauchard (25) ont étudié un problème analogue. Ces auteurs ont éduqué sur un chien, un réflexe conditionné. Ce réflexe consistait en le retrait d'une patte à la suite du déclenchement d'un excitant conditionnel (sonnerie) qui était combiné, un certain nombre de fois, avec une excitation électrique (excitant absolu).

On sait qu'entre la production du signal conditionnel et le début de la réponse réflexe, il se produit une série de processus d'excitation et d'inhibition, qui permettent justement d'aiguiller les influx suivant une voie fonctionnelle, nouvellement éduquée. Cette période est par conséquent analogue à celle d'attention prémotrice. Or, Chauchard et Drabovitch (19) ont trouvé : 1° pendant la phase qui sépare le début du réflexe de l'excitation conditionnelle, la chronaxie s'élève sur les agonistes, que ce soient les fléchisseurs ou les extenseurs ; 2° lorsque le réflexe est inhibé, la chronaxie des agonistes (fléchisseurs) s'abaissent et celle des antagonistes (extenseurs) s'allonge. On voit donc que les variations des chronaxies périphériques témoignent de l'activité des centres pour assurer l'aiguillage de l'influx.

Il était intéressant de voir si des modifications analogues se produisent sur l'homme pendant la phase qui précède le mouvement. C'est pourquoi le professeur L. Lapique a bien voulu nous confier l'étude de ce problème. Voici l'exposé de la technique et des résultats de ces recherches.

RECHERCHES PERSONNELLES

Technique instrumentale

En ce qui concerne la technique instrumentale, nous n'avons introduit aucune modification à la méthode générale des condensateurs décrite depuis longtemps par Lapicque (39) et plus récemment par Laugier (49), et qui a été mise au point par Bourguignon (11) pour son application à l'homme. Les valeurs des résistances que nous avons intercalé dans les différentes branches du circuit d'excitation, sont les mêmes que celles dont s'est servi cet auteur. La valeur de la résistance totale du circuit a été voisine de 10.000 Ohms.

Nos déterminations ont été faites à deux millièmes de microfarads près. Pour transformer en sigmas les valeurs ainsi obtenues, il suffit de multiplier les chiffres respectifs par 4.

Nous nous sommes servi de deux électrodes en argent chloruré. L'une, « indifférente », est constituée par une plaque d'argent ayant les dimensions de 7×10 cm. Cette électrode est appliquée contre la poitrine du sujet. La peau est protégée par une couche de coton hydrophile imbibée de solution physiologique. L'autre électrode, « active », également en argent chloruré, est recouverte d'une couche d'amiante. La surface de cette électrode est de 1 cm².

Les déterminations ont été faites partout au niveau du point moteur des muscles correspondants. On sait, en effet, depuis les travaux expérimentaux de Bourguignon et Laugier sur le chien (11) et de Banu (7) sur le lapin, que le point moteur correspond à la projection

sur la surface de la peau, du point de pénétration du nerf dans les muscles.

Marche des expériences

Le caractère spécial de nos recherches, comportait quelques difficultés en ce qui concerne la détermination des chronaxies. Nous cherchions à surprendre des modifications au cours de la phase où s'exerce l'attention prémotrice du sujet. Or, cette phase doit nécessairement être assez courte, pour que l'activité corticale qui s'y trouve liée atteigne une intensité suffisante. Cependant, il est très difficile de réussir à déterminer exactement la rhéobase et la chronaxie dans un délai aussi bref. Pour tourner cette difficulté, il fallait que la détermination de chacun de ces deux paramètres soit faite en répétant le signal d'attention dans des conditions suffisamment semblables, pour créer une série des attitudes mentales similaires. La détermination de la rhéobase, puis celle de la chronaxie, pourraient alors être achevées au cours de plusieurs séries de déterminations.

Voici comment nous procédions exactement. Le sujet, assis sur une chaise en face de l'opérateur, met ses bras sur la table, en état de relâchement musculaire complet. Il est prévenu, qu'à un moment donné il va entendre le bruit d'une sonnerie pendant 30 secondes. Dès la cessation de ce bruit, le sujet doit exécuter un mouvement déterminé, avec un doigt. Dans une série d'expériences c'était un mouvement d'extension, dans une autre, celui de flexion forcée. D'ailleurs, pour ne pas disperser l'attention du sujet, il était autorisé à faire simultanément des mouvements avec d'autres doigts, si ces mouvements se produisaient spontanément. Cepen-

dant il était déjà souligné que l'effort volontaire moteur ainsi que celui d'attention, doit être porté vers un seul doigt. Le signal ainsi donné, était purement auditif, la sonnerie étant cachée et actionnée par une clef placée sous le pied de l'expérimentateur.

Nous procédions d'abord à la détermination de la rhéobase. Cette mesure s'achevait au cours de 2-3 périodes de 30 secondes, pendant lesquelles le sujet entendait le tintement de la sonnerie. Dès l'arrêt de la sonnerie et par conséquent dès que le sujet commençait à exécuter le mouvement, nous abandonnions nos mesures. Le nouveau signal n'était déclanché et la mesure n'était reprise qu'au bout d'une minute de repos après le mouvement. Une fois la détermination de la rhéobase faite, nous procédions à celle de la chronaxie, que nous effectuions dans les mêmes conditions.

Une expérience comportait par conséquent : 1° La détermination de la rhéobase et de la chronaxie au repos, selon les méthodes habituelles ; 2° La détermination des mêmes paramètres au cours d'une série de brèves périodes pendant lesquelles l'attention du sujet était dirigée vers un mouvement déterminé. Les mesures des rhéobases et des chronaxies ainsi déterminées, ont été vérifiées et contrôlées deux-trois fois. 3° Détermination de l'excitabilité faite après ces essais, au repos, suivant la technique ordinaire. Cette dernière mesure a été aussi contrôlée plusieurs fois. L'ensemble de toutes ces déterminations constituait une expérience. Au cours d'une séance journalière, une à trois expériences semblables ont été effectuées. Lorsque le nombre de ces expériences étaient de deux à trois, elles étaient séparées l'une de l'autre par une période de repos d'un quart d'heure environ.

Telle était la marche des expériences que nous avons suivie dans une première série de recherches. Plus tard, sur les conseils de M. Lapicque, nous y avons introduit quelques modifications. Ainsi, la durée de l'attention prémotrice a été réduite de 30 à 5 secondes. Elle était marquée par deux courts signaux auditifs, émis le premier au début de cette période et le deuxième à la fin d'elle. Ainsi on pouvait s'attendre à une plus grande concentration du processus d'attention. Le raccourcissement de cette période avait pour conséquence la nécessité d'augmenter le nombre d'essais de détermination de la rhéobase et de la chronaxie, au cours desquels la mesure de ces deux paramètres pourrait être achevée.

RÉSULTATS

D'après la technique décrite plus haut, nous avons effectué 169 expériences sur quatre sujets sains, âgés de 26 à 30 ans, exerçant des professions manuelles. La chronaxie a été déterminée sur les muscles extenseurs et fléchisseurs des doigts. Dans 151 cas, ces muscles ont accompli le rôle d'agonistes et dans 18, celui d'antagonistes.

¶ Au cours de ces dernières expériences, les mesures de la chronaxie ont été faites pendant la phase prémotrice de l'attention, non pas sur le muscle responsable du mouvement attendu, mais sur son antagoniste. Disons tout de suite, que ces dernières expériences ne nous ont pas donné des résultats homogènes. Nous n'avons constaté que quelques fluctuations peu importantes de la chronaxie. Il est donc inutile d'insister sur ces faits ; nous n'y reviendrons plus.

Par contre, le premier groupe d'expériences, effec-

tuées sur les agonistes (aussi bien sur l'extenseur que sur le fléchisseur), nous ont montré des résultats plus intéressants. Nous allons considérer plus loin, séparément, le cas de l'extenseur et celui du fléchisseur et nous donnerons à cette occasion les détails sur le comportement de chacun de ces muscles. Nous voudrions ici dégager les caractères communs de l'évolution de la chronaxie pendant la phase prémotrice de l'attention, quel que soit le muscle examiné.

Sur les graphiques ci-après (fig. 1, 2 et 3), nous avons représenté environ deux tiers du nombre total des expériences (108 sur 151). L'évolution de la chronaxie y est marquée par les courbes en traits pleins et celles de la rhéobase, en pointillé.

Les épaissements de l'axe des abscisses correspondent à la phase prémotrice de l'attention. Cette phase est délimitée, comme on s'en souvient, par le fonctionnement d'un signal auditif. Sur chacun de ces trois graphiques figurent les résultats de 18 séances journalières. Deux faits se dégagent de l'inspection de ces graphiques :

1° Dans l'ensemble, lorsqu'on considère l'évolution de la chronaxie du début à la fin d'une séance d'expériences, on constate tantôt une augmentation, tantôt une diminution de la chronaxie. Dans certains cas, les valeurs initiales et finales restent les mêmes. Le plus souvent d'ailleurs, la valeur finale est plus élevée que celle du début. Mais quelle que soit le sens général de l'évolution de la chronaxie déterminée à plusieurs reprises au cours d'une séance journalière, cette évolution est interrompue dans presque toutes les expériences par des diminutions soudaines, en rapport avec le déclenchement du signal auditif. Ces diminutions sont

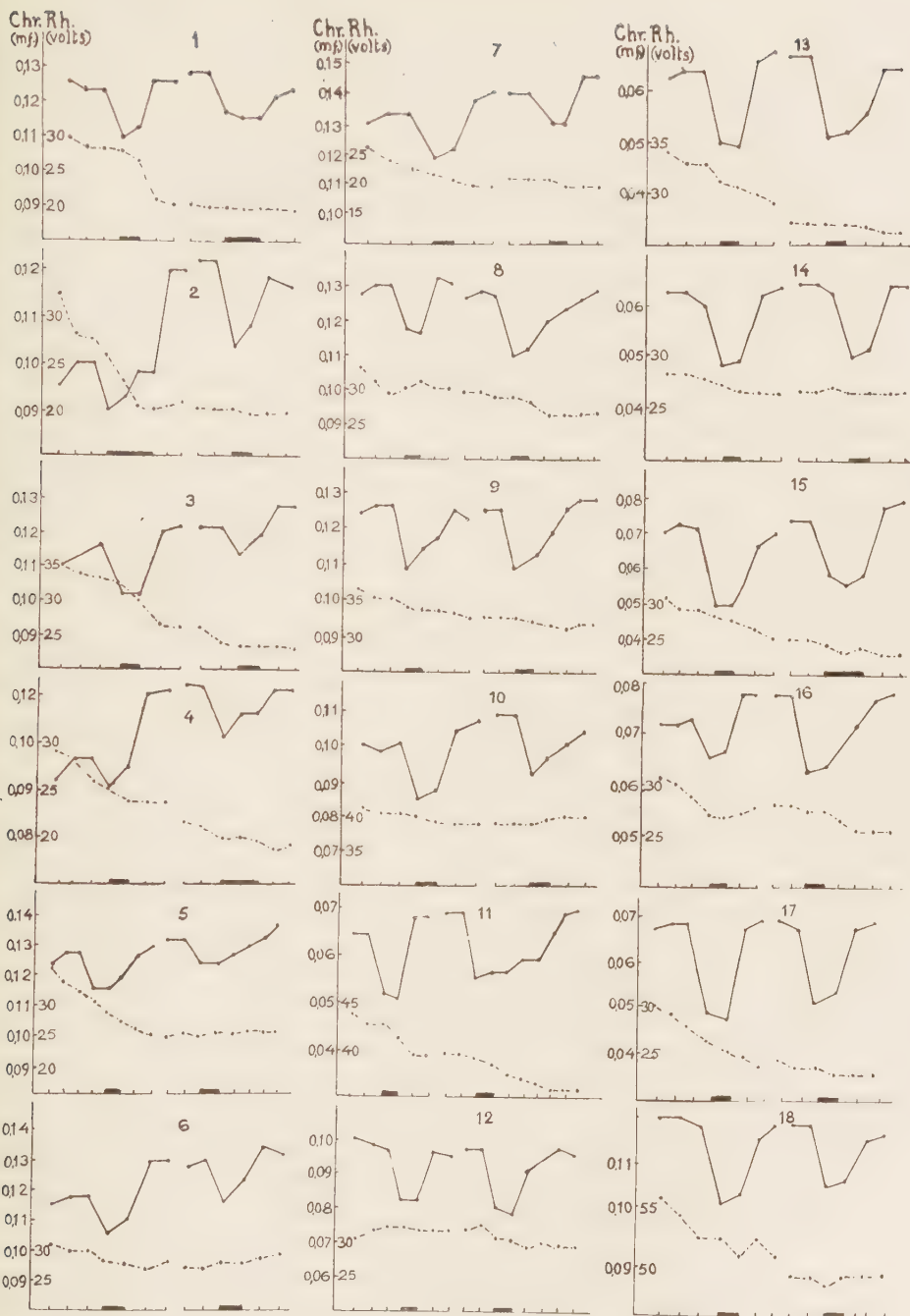


FIG. 1. — Ces courbes représentent l'évolution de la chronaxie (en trait plein) et de la rhéobase (en trait pointillé) au cours de 18 expériences faites sur l'extenseur propre de l'index et sur le faisceau du médius de l'extenseur commun des doigts. La durée de la phase prémotrice est marquée par un trait gras (voir le texte). Les courbes 1-12 ont été tracées d'après les expériences effectuées sur le sujet Tv...; les courbes 13-18, d'après les expériences faites sur le sujet Pr...

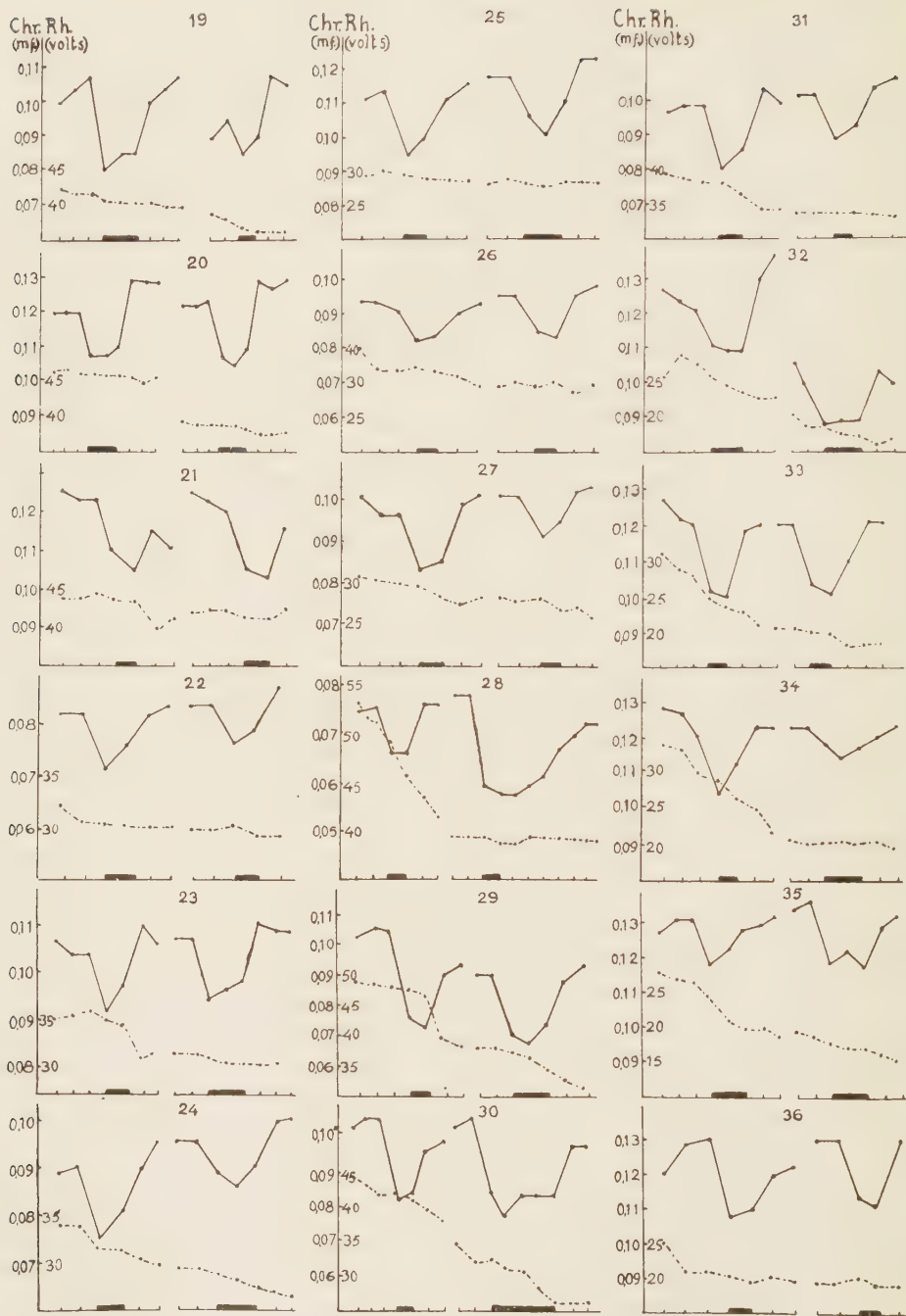


FIG. 2. — Evolution de la chronaxie (en trait plein) et de la rhéobase (en trait pointillé) au cours de 18 expériences effectuées sur l'extenseur propre de l'index et sur le faisceau du médius de l'extenseur commun des doigts. Comme dans la figure précédente, la durée de la phase prémotrice est marquée par un trait gras (voir le texte). Les courbes 19-21 ont été tracées d'après les expériences faites sur le sujet Pr...; les courbes 22-27, d'après les expériences effectuées sur le sujet Tr...; et les courbes 28-36, d'après les expériences faites sur le sujet Pn...

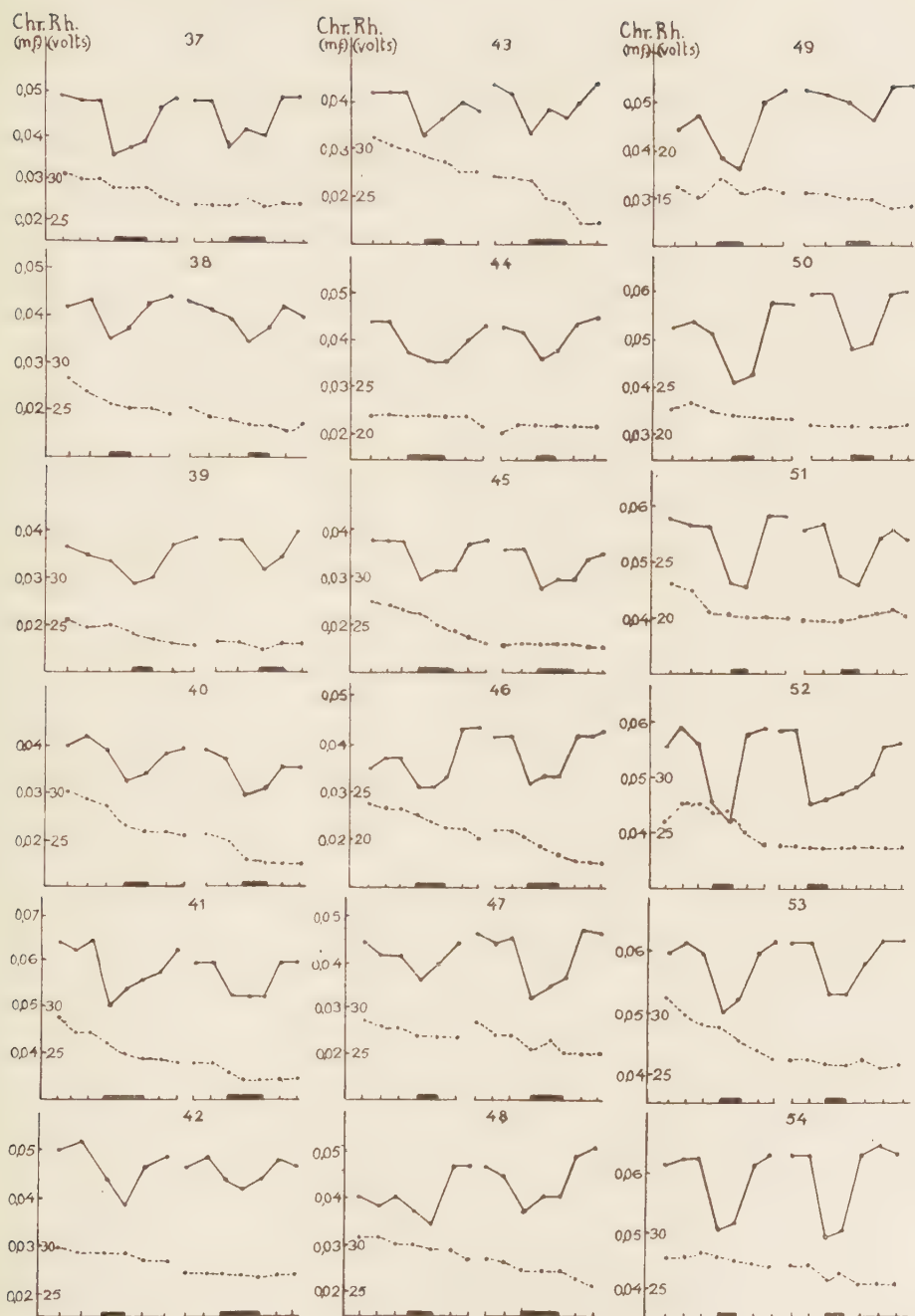


FIG. 3. — Evolution de la chronaxie (en trait plein) et de la rhéobase (en trait pointillé) au cours de 18 expériences effectuées sur les faisceaux du 3^e et du 4^e doigt du muscle fléchisseur commun superficiel des doigts. Ici encore, la durée de la phase prémotrice est marquée par un trait gras (voir le texte). Les courbes 37-41 ont été tracées d'après les expériences faites sur le sujet Tv...; les courbes 42-44, d'après les expériences faites sur le sujet Pr...; les courbes 45-49, d'après les expériences faites sur le sujet Tr...; et les courbes 50-54, d'après les expériences effectuées sur le sujet Pn...

quelques fois très peu importantes. En d'autres cas elles sont plus manifestes. Dans certaines expériences, dès la cessation de la phase prémotrice de l'attention la chronaxie remonte à sa valeur initiale. Dans d'autres cas, ce retour s'effectue plus lentement. Mais quelles que soient les diverses modalités d'évolution des courbes obtenues, il semble bien que le rapport entre la diminution de la chronaxie et le fonctionnement du signal ne puisse pas être contesté.

2° L'évolution d'ensemble des valeurs de la rhéobase est plus marquée que celle des valeurs de la chronaxie, au cours de chaque séance d'expériences. Il s'agit toujours d'une diminution plus ou moins manifeste de la rhéobase. Cependant, d'une façon générale, on ne note pas de modifications nettes de ce paramètre pendant le fonctionnement du signal. Peut-être, la diminution de la rhéobase se fait-elle d'une manière un peu plus accélérée après l'arrêt du signal. Ceci ne se montre d'ailleurs avec évidence que dans les expériences 1, 3, 11, 21, 23, 28, 29, 34, 52.

Envisageons maintenant séparément les expériences faites respectivement sur l'extenseur et sur le fléchisseur.

Expériences sur l'extenseur

La plupart de nos mesures ont été effectuées sur l'extenseur propre de l'index. Dans d'autres cas, les déterminations ont porté sur le faisceau du médus de l'extenseur commun des doigts. Les déterminations ont été faites aussi bien sur le point moteur inférieur que sur le point moteur supérieur. Le nombre total d'expériences étaient de 102.

Sur ce nombre, dans deux cas nous n'avons constaté

aucune modification de chronaxie ; dans trois cas une petite augmentation a été trouvée. Dans la majorité des cas (97), nous avons constaté une diminution de la chronaxie au cours de la phase prémotrice. L'importance de cette diminution variait de 2 à 30 % de la valeur de repos. En moyenne elle est de 13 %, mais dans la plupart des cas la valeur de cette diminution est située autour de 10 %. Sur la figure 4 ci-après, qui montre la

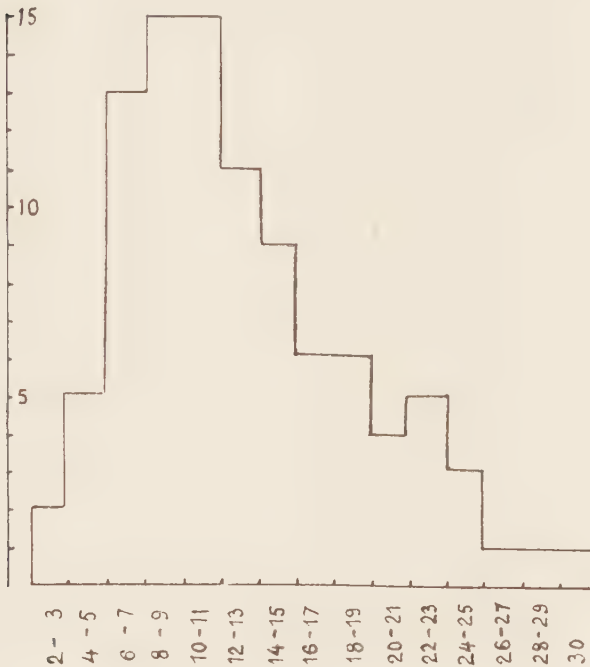


FIG. 4. — Polygone de fréquence représentant la répartition de 97 expériences effectuées sur les muscles extenseur propre de l'index et sur le faisceau du médius de l'extenseur commun des doigts. Sur l'axe des abscisses sont portées les valeurs des diminutions de la chronaxie pendant la phase prémotrice (en pour cent par rapport à la chronaxie de repos) ; sur l'axe des ordonnées, la fréquence de cas observés.

répartition des modifications de la chronaxie, on remarque immédiatement que le polygone des fréquences est sensiblement asymétrique.

Nous n'avons pas constaté de différences individuelles systématiques. D'autre part, nous n'avons pas trouvé de différences dans l'évolution de la chronaxie sur l'un ou sur l'autre des deux points moteurs.

Le tableau qui suit, montre l'exemple d'une séance d'expériences.

TABLEAU I

Expériences du 29 mars 1935. Sujet Tr., 29 ans. Muscle extenseur propre de l'index.

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 12 min.	57,0	0,074
—	55,0	0,074
4 h. 20 min.	52,0	0,078

Déterminations effectuées pendant la phase *prémotrice*
(voir texte)

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 21 min.	49,0	0,066
4 h. 27 min.	46,0	0,066

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 28 min.	44,0	0,076
4 h. 31 min.	42,0	0,076

Reprise des déterminations après une pause de 15 minutes :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 46 min.	40,5	0,078
—	40,0	0,077

Déterminations effectuées pendant la phase *prémotrice* :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 50 min.	40,0	0,060
—	39,5	0,058

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 58 min.	39,5	0,058
—	39,0	0,060
—	39,0	0,062
—	39,0	0,067
—	39,0	0,070
—	39,0	0,076
5 h. 16 min.	39,0	0,078

Le premier des deux exemples reproduits ci-dessus, est une expérience typique. Elle est semblable à celles représentées sur les figures 1, 2 et 3. Dans la deuxième expérience, on peut remarquer qu'après la cessation du signal auditif, la chronaxie ne revient pas immédiatement à sa valeur initiale comme dans la majorité des cas. Elle ne l'atteint qu'après un temps plus long que d'habitude. C'est le cas, d'ailleurs, de l'une des expériences, 1, 11, 28, 30, 52.

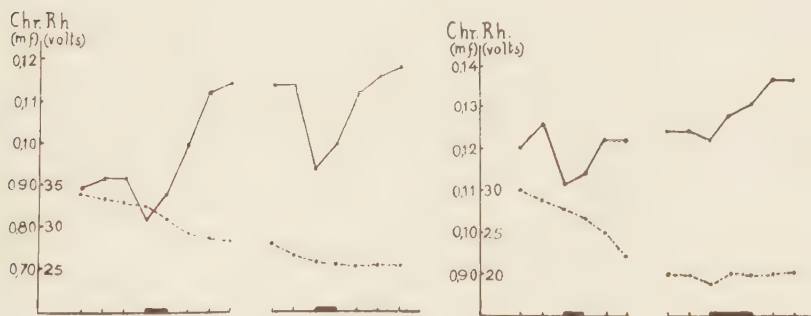


FIG. 5. — Exemples d'expériences au cours desquelles la chronaxie et la rhéobase présentent une évolution nettement divergente : vers la fin de l'expérience, la chronaxie augmente, tandis que la rhéobase baisse. Dans l'une des expériences figurées ci-dessus, on remarque qu'il ne se produit pas de diminution de la chronaxie pendant la phase prémotrice. De tels faits n'ont été constatés que dans 7 expériences.

D'autre part, la figure 5 montre deux exemples caractéristiques où l'on voit que l'évolution de la chronaxie

au cours d'une séance d'expériences présente une ascension continue.

Dans ce dernier cas, le mouvement en sens inverse de la chronaxie et de la rhéobase est particulièrement remarquable, lorsqu'on considère leurs valeurs initiales et finales au cours d'une séance d'expériences. La même manière de comportement peut être encore observée dans nos expériences 3, 4, 13, 28, 29, 30, 33, 34, 35, 43 (fig. 1, 2 et 3).

Expériences sur le fléchisseur

Ces expériences, au nombre de 49, ont été effectuées sur le fléchisseur du 3^e et du 4^e doigt. Sur le nombre

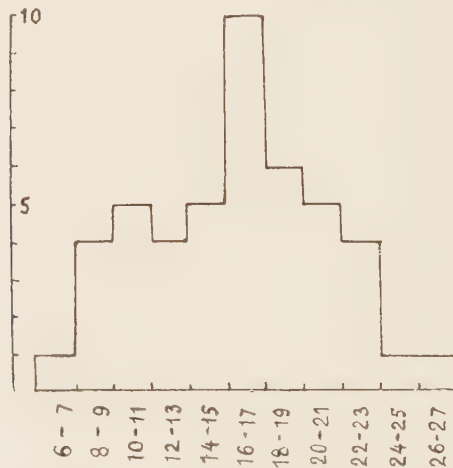


FIG. 6. — Polygone de fréquence représentant la répartition de 47 expériences faites sur les faisceaux du 3^e et du 4^e doigt du muscle fléchisseur commun des doigts. Sur l'axe des abscisses sont figurées les valeurs des diminutions de la chronaxie pendant la phase prémotrice (en pour cent par rapport à la chronaxie de repos); sur l'axe des ordonnées, la fréquence des cas observés.

total d'expériences, nous avons constaté dans deux cas seulement l'augmentation de la chronaxie pendant la

phase prémotrice. Dans toutes les autres expériences, la chronaxie a présenté une diminution. Comme précédemment, nous donnons ici (fig. 6) la répartition des valeurs relatives de modification de la chronaxie constatée.

Sur ce polygone de fréquences, qui est moins asymétrique que celui des extenseurs, on voit que la diminution la plus fréquemment observée est de 16 %. C'est d'ailleurs cette valeur qui est la diminution moyenne observée dans toute la série des expériences. Elles est par conséquent de même ordre de grandeur que celle trouvée sur l'extenseur. Dans le tableau ci-après sont reproduits comme exemple les chiffres d'une expérience.

TABLEAU II

Expériences du 3 mai 1935. Sujet Pn., 26 ans. Muscle fléchisseur commun superficiel des doigts.

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
2 h. 49 min.	23,0	0,057
—	22,0	0,056
—	22,0	0,056

Déterminations effectuées pendant la phase *prémotrice*
(voir texte)

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
2 h. 57 min.	22,0	0,045
—	21,5	0,044

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
3 h. 10 min.	20,5	0,058
—	20,0	0,058

Reprise des déterminations après une pause de 15 minutes :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
3 h. 28 min.	20,0	0,056
—	20,0	0,057

Déterminations effectuées pendant la phase *prémotrice* :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
3 h. 33 min.	20,5	0,047
—	20,5	0,045

Détermination au repos :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
—	—	—
3 h. 40 min.	20,5	0,054
—	20,5	0,056
—	20,5	0,054

RÉSUMÉ

En résumé, il se produit pendant la phase *prémotrice*, une diminution de la chronaxie, déterminée au point moteur du muscle agissant. Cette diminution est très petite. Elle ne dépasse que légèrement la marge des erreurs de mesure. Cependant, le fait qu'on la retrouve systématiquement, dans la grande majorité des expériences et quel que soit le muscle actif, permet de conclure qu'il s'agit là d'un phénomène réel.

D'ailleurs si l'on songe à la complexité des conditions expérimentales (excitation percutanée, détermination faite sur les filets nerveux intra-musculaires), et au nombre des neurones qui séparent le nerf périphérique des foyers principaux de l'excitation et de l'inhibition liés au processus psychique mis en jeu, l'amplitude réduite du phénomène peut trouver son explication. Pourtant certains auteurs ont signalé (78, 69) des modifications

de la chronaxie périphérique à la suite d'un travail mental.

Le sens de la variation de la chronaxie que nous avons trouvé au cours de la phase prémotrice n'est pas celui que Chauchard et Drabovitch ont constaté au cours de la phase précédant le début du réflexe conditionné. D'ailleurs le rapport des chronaxies des antagonistes n'était pas le même sur l'animal étudié par ces auteurs que celui constaté dans nos recherches. Dans le premier cas, les chronaxies des fléchisseurs étaient plus grandes que celles des extenseurs, alors que l'inverse s'observait dans notre recherche (en accord d'ailleurs avec ce qu'on trouve sur l'homme normal). Ce sont donc des recherches dont les résultats ne peuvent pas être superposés.

Il est d'ailleurs impossible de traduire les résultats de nos recherches par un schéma précis d'aiguillage d'influx. Les phénomènes sont extrêmement complexes. Ils se compliquent encore davantage lorsqu'on pense à la coexistence éventuelle des autres modifications, telles que par exemple la variation de la tonicité des muscles, ou la présence d'un réflexe conditionné circulatoire.

CHAPITRE II

VARIATIONS DE LA CHRONAXIE APRÈS L'EFFORT SOUTENU JUSQU'À LA FATIGUE

TRAVAUX ANTÉRIEURS

C'est en 1919 que L. et M. Lapicque (42) ont abordé l'étude des effets de la fatigue sur l'excitabilité neuromusculaire. Ces auteurs ont montré que la chronaxie des muscles de grenouille augmente à la suite de la contraction tétanique, prolongée jusqu'à la fatigue. Ils ont alors envisagé la possibilité de l'étude systématique des chronaxies des muscles spécialement intéressés dans tel ou tel exercice musculaire chez l'homme afin d'utiliser ce phénomène comme test objectif de fatigue locale (43).

Les expériences effectuées sur l'homme par Bourguignon et Laugier (13) ont montré des résultats concordants avec ceux de Lapicque. Elles ont inauguré une série de recherches effectuées par de nombreux auteurs. Au cours de ces recherches, les résultats déjà acquis ont été développés et il a été apporté des précisions liées aux conditions expérimentales, ainsi qu'aux circonstances et aux particularités de l'effort envisagé.

Ainsi, Altenburger et Gutmann (2), en 1928, montrent que la rhéobase mesurée au point moteur musculaire

présente une modification nette en sens inverse de celle de la chronaxie ; fait à rapprocher de ceux signalés par Bourguignon et Laugier en ce qui concerne le nerf.

Ufland et Latmanisowa (77) (1930) trouvent des modifications de la chronaxie après le travail, aussi bien dans le muscle actif que dans les muscles éloignés.

En 1931, presque en même temps, Laugier et Néoussikine (52) et Altenburger et Kroll (3), indépendamment les uns des autres, insistent sur l'évolution des modifications de la chronaxie au cours de la phase qui suit la cessation de l'effort.

Laugier et Liberson (50) ont recherché, au cours de la même année, la modification des chronaxies des antagonistes d'un mouvement volontaire soutenu jusqu'à la fatigue. Nous reviendrons par la suite sur quelques-uns de ces caractères.

Latmanisowa, Ufland et Schamarina (54), en 1932, ont insisté sur les différences qui existent entre les modifications des chronaxies au cours et après un travail dynamique ou un travail statique.

Enfin, signalons le travail de Viziano (80) (1933), concernant le comportement de la chronaxie, du muscle actif, à la suite du travail exténuant d'une course de Marathon ⁽¹⁾.

En 1931, B. Néoussikine et nous-même, en étudiant l'influence de l'entraînement physique sur la modification de la chronaxie, avons fait exécuter à nos sujets des exercices prolongés jusqu'à la fatigue. Au cours de la période d'entraînement, ces exercices se répétaient

(1) On sait que la course de Marathon est une épreuve de grand fond ; le parcours est de 42 km. et s'effectue dans un temps moyen de 2 h. 50 minutes à 3 h. 10 minutes environ (record mondial : 2 heures 32 minutes 35 secondes).

tous les jours et leur durée augmentait progressivement. La chronaxie du muscle actif, avant l'exercice et au cours de la phase de réparation consécutive, a montré des variations intéressantes en fonction de la durée de l'entraînement. Nous en discuterons dans le chapitre suivant.

Cependant, même en ce qui concerne les modifications des chronaxies après le travail dans chaque expérience isolée et avant que l'entraînement musculaire n'en modifie les caractères, nous avons constaté des faits importants. Dans deux courtes publications parues sur ces travaux (22, 20), nous avons laissé complètement dans l'ombre cet aspect de nos recherches. Aussi croyons-nous intéressant d'en faire l'exposé dans ce chapitre.

TRAVAUX PERSONNELS

Technique

Les expériences ont été faites sur 15 sujets âgés de 19 à 43 ans, dont 7 femmes et 8 hommes reconnus normaux au point de vue neuro-musculaire. Les déterminations des chronaxies ont porté sur trois muscles. Aussi avons-nous groupés nos expériences en trois catégories suivantes :

Le premier groupe d'expériences intéressait le muscle vaste interne du quadriceps crural droit, et l'exercice consistait à exécuter des genuflexions selon un rythme de 30 à 38 par minute.

Le deuxième groupe concernait le vaste externe du muscle triceps brachial droit, l'exercice mettant en jeu particulièrement ce muscle. Le sujet, étendu sur une banquette, soulevait avec les deux mains un poids de

12, 8 kg., en partant du niveau de la poitrine jusqu'à l'extension complète des bras. Cet exercice a été répété suivant le rythme d'un métronome, avec une fréquence de 32 mouvements par minute.

Le troisième groupe d'expériences a été fait sur le muscle grand droit de l'abdomen. Les sujets, couchés sur la même banquette, exécutaient un mouvement de flexion du tronc sur le bassin au rythme de 18-19 par minute.

Pour toutes les expériences, la détermination de la chronaxie a été répétée 3-4 fois à l'état de repos, le muscle étant complètement relâché. Le sujet pratiquait ensuite l'exercice jusqu'à l'épuisement. Le degré de l'effort accompli a été apprécié d'après la durée de l'exercice et d'après les manifestations apparentes de la fatigue, parmi lesquelles nous tenions compte surtout de l'intensité de l'essoufflement. Les déterminations de la chronaxie répétées le plus fréquemment possible (1 à 3 minutes d'intervalle), commençaient aussitôt après la cessation de l'exercice et se poursuivaient dans la demi-heure suivante.

Ces déterminations ont été faites sur un lit d'examen où le sujet montait tout de suite après l'exercice — pour le premier groupe d'expériences — ou sur la banquette sur laquelle il se trouvait pendant l'exercice même — pour le deuxième et le troisième groupe.

La technique instrumentale était celle que nous avons décrite au premier chapitre.

RÉSULTATS

Sur le total des 15 sujets, nous avons effectué d'après cette technique 141 expériences. Nous donnons ci-après,

comme exemple les chiffres et le graphique d'une expérience caractéristique.

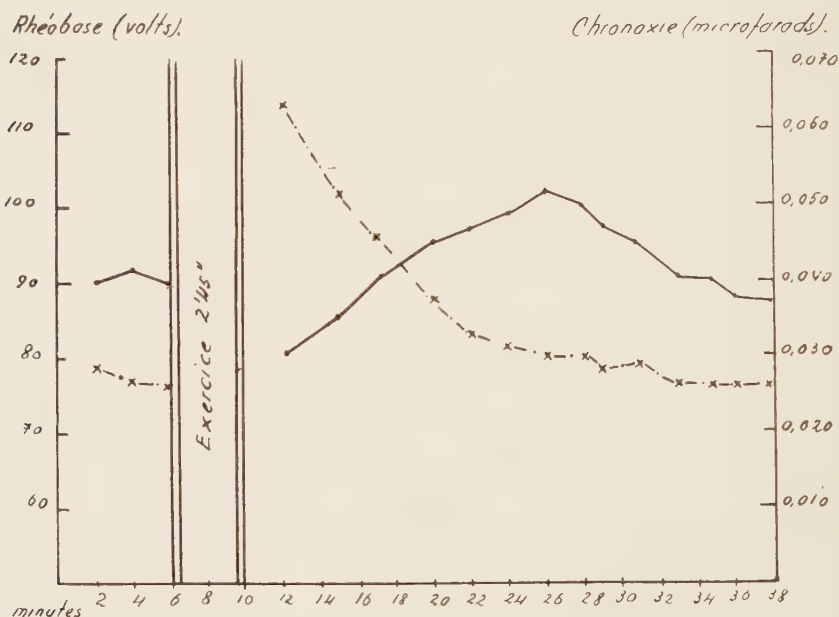


FIG. 7. — En trait plein, augmentation de la chronaxie ; en pointillé, variation de la rhéobase après un exercice ayant duré 2 m. 45 sec.

TABEAU III

Détermination au repos :

Expérience du 30 mars 1932. Sujet Ga., 22 ans. Muscle vaste externe du triceps brachial.

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
4 h. 50 min.		
52 min.	79	0,040
54 min.	77	0,042
56 min.	76	0,040

Le sujet exécute l'exercice (voir texte) pendant 2'45".

Déterminations effectuées après la cessation de l'exercice :

Heure	Rhéobase (volts)	Chronaxie (microfarads)
5 h.		
5 h. 2 min.	114	0,030
5 »	102	0,035
7 »	96	0,040
10 »	92	0,045
13 »	88	0,047
15 »	83	0,048
17 »	81	0,052
19 »	80	0,050
20 »	80	0,047
22 »	78	0,045
24 »	79	0,040
26 »	76	0,040
29 »	76	0,037

Les deux principaux faits qu'on peut remarquer sont les suivants :

1) La chronaxie se trouve immédiatement après l'exercice au-dessous de la valeur de repos constatée avant l'exécution de l'effort, et nous insistons tout particulièrement sur ce phénomène. Dans les premières 6-8 minutes, elle s'élève et atteint la valeur initiale. Ensuite, elle continue à monter pour arriver à son maximum dans les 14 à 17 minutes qui suivent la fin de l'effort. Puis elle diminue peu à peu de manière à rejoindre le chiffre initial dans 30 minutes environ.

2) La rhéobase qui se trouve plus ou moins augmentée immédiatement après l'exercice, baisse ensuite, et en revenant à sa valeur de repos, fait par rapport à la chronaxie, un mouvement en sens invers.

Ce sont là les caractères généraux des modifications de la chronaxie signalés dans les travaux dont nous venons de donner l'aperçu. Toutefois, grâce au grand nombre d'expériences, nous avons pu mettre en évidence quelques particularités que nous analyserons plus

bas. Pour faciliter cet examen, dans le tableau qui suit, nous avons réparti nos expériences en trois groupes considérés plus haut.

Ce tableau est divisé en deux parties.

Dans la première, nous montrons pour chaque sujet le nombre d'expériences au cours desquelles nous avons exploré les modifications des chronaxies pendant toute la durée de l'entraînement. Nous avons relevé particulièrement le nombre d'expériences au cours desquelles nous avons trouvé pendant cette période, une diminution de la chronaxie tout de suite après l'exercice. Nous avons relevé également le nombre de cas où la chronaxie, revenant après l'exercice à son niveau de repos initial, dépasse ce niveau et se stabilise à une valeur inférieure à celle qu'elle présentait avant l'exercice.

La deuxième partie contient quelques données concernant une seule expérience pour chacun de nos 15 sujets. L'expérience donnée ainsi comme exemple a été toujours la 3^e de la série. Nous l'avons choisie pour les raisons suivantes. Nous avons voulu montrer les modifications de la chronaxie avant que l'entraînement en modifie les caractères. Cependant, au cours des deux premières expériences, la plupart des sujets n'étaient pas encore complètement familiarisés avec les conditions de ces recherches. De ce fait, les modifications chronaxiques constatées chez tous les sujets ne pourraient pas être jugées comme directement comparables les unes aux autres. D'ailleurs nous verrons dans le chapitre suivant, que généralement c'est au cours de la 3^e expérience que la chronaxie après le travail est la plus marquée. Enfin, nous avons noté dans chaque cas, la durée de l'exercice correspondant.

TABLEAU IV

N° d'ordre	Sujet	Age	Nombre total d'expériences	Nombre d'expériences au cours desquelles une diminution de la chronaxie a été constatée immédiatement après l'effort			Valeurs des chronaxies (en pour cent) constatées au cours de la troisième expérience effectuée sur le sujet correspondant			Durée de l'exercice	Muscles mis en jeu principalement dans les 3 exercices étudiés
				Nombre de cas où la chronaxie déterminée à la fin de l'expérience présentait des valeurs inférieures à celles du repos initial	Avant l'exercice	Immédiatement après	Valeur maximum				
1	Mme T.	32	11	10	4	100	100	137	3'30"	Vaste interne du quadriceps crural	
2	Mme H.	36	16	10	3	100	88	214	3'		
3	Mme R.	30	6	6	—	100	90	124	3'30"		
4	Mme A.	43	7	6	1	100	95	156	3'30"		
5	Mme S.	37	6	4	—	100	109	215	5'		
6	Mme B.	33	6	3	1	100	87	161	4'		
7	Mlle L.	19	7	7	1	100	63	131	3'		
8	Mr A.	23	10	9	2	100	91	172	2'	Vaste externe du triceps brachial	
9	Mr G.	22	14	11	6	100	91	218	1'50"		
10	Mr C.	22	11	9	5	100	80	220	1'55"		
11	Mr G.	23	6	6	2	100	100	220	2'40"		
12	Mr J.	21	10	10	4	100	83	166	2'50"		
13	Mr C.	22	9	8	2	100	68	164	3'15"	Grand droit de l'abdomen	
14	Mr G.	23	10	9	—	100	86	157	2'50"		
15	Mr S.	23	12	10	1	100	75	188	2'40"		

En examinant ce tableau on peut constater :

a) A la suite du travail dynamique exécuté par nos sujets, dans 118 sur 141 expériences, c'est-à-dire dans 83, 63 % des cas, la chronaxie se trouve immédiatement après la cessation de l'exercice, au-dessous de sa valeur de repos. Le phénomène peut être considéré comme général, car il se trouve dans presque tous les cas et chez tous nos sujets. En ce qui concerne la 3^e expérience que nous avons reproduite, on constate la diminution de la chronaxie 12 fois sur 15. Son amplitude peut atteindre 37 % ; en moyenne, elle est d'environ 15 %.

b) L'augmentation maximum de la chronaxie après fatigue se retrouve dans tous les cas. Parfois elle va jusqu'à 120 %. On peut remarquer que même dans les 15 exemples dont nous avons donné les détails essentiels, cette valeur est assez rare, quoique, presque toutes ces expériences représentent les plus grandes augmentations dans la série respective. En moyenne, elle est de 75 %.

c) En revenant à sa valeur de repos, dans 31 de nos expériences, soit 22 %, la chronaxie s'est stabilisée même au-dessous de cette valeur.

Notons enfin que l'on ne constate pas de particularités de comportement de la chronaxie concernant l'un des trois muscles que nous avons envisagé.

Différences individuelles

Parmi les 15 exemples que nous venons de voir, on peut observer des différences individuelles considérables, concernant la réaction à l'effort de nos sujets et extériorisées ici par les modifications de la chronaxie.

Quant à l'origine de ces différences, la question peut se poser si elles ne sont pas en relation avec la durée de

l'effort. Mais, en examinant le tableau IV, nous devons abandonner cette hypothèse. En effet, les exemples cités au même tableau nous montrent une augmentation de la chronaxie de 115 % à 120 % aussi bien pour les sujets 9 et 10, que pour le sujet 5. Or, les deux premiers ont exécuté leur exercice pendant 1 minute 30 secondes et 1 minutes 55 secondes, tandis que chez le 3^e, la durée de l'effort a été de 5 minutes. Quant à leur état d'entraînement, ils ne pouvaient pas présenter de différences sensibles, puisque tous les trois se trouvaient au commencement de la période d'entraînement.

L'intensité du travail semble exercer plus d'influence sur l'augmentation de la chronaxie après fatigue. Nous citons à cet égard l'exemple de nos sujets 2 et 6. Le premier de ces sujets a présenté une augmentation de la chronaxie de 114 % et le deuxième de 61 % seulement, quoiqu'ils ont exécuté le même exercice respectivement pendant 3 et 4 minutes. Il est à remarquer que les deux sujets se trouvaient apparemment dans les mêmes conditions de santé, de travail et de repos, ils étaient de même sexe et sensiblement de même âge. Cependant, notre sujet 2 mettait toujours beaucoup plus d'ardeur pour effectuer son exercice et les signes subjectifs que nous avons noté chaque fois, témoignaient chez lui d'une fatigue plus prononcée.

RÉSUMÉ

Les modifications que nous avons mises en évidence sur nos courbes chronaxiques de fatigue présentent un double aspect : 1° diminution de la chronaxie immédiatement après l'effort et 2° augmentation de celle-ci au cours de la phase qui suit la fin du travail.

L'augmentation de la chronaxie a été trouvée au cours de toutes les recherches dont nous avons donné un court aperçu au début de ce chapitre. Dans nos expériences, cette augmentation se produit et atteint son maximum au cours du premier quart d'heure après l'effort. Puis, la courbe descend et revient à sa valeur de repos dans le quart d'heure suivant. Il s'agit par conséquent d'une augmentation retardée de la chronaxie, fait signalé aussi dans les recherches antérieures.

L'amplitude de l'augmentation de la chronaxie après le travail est très variable selon les individus. Ainsi, l'augmentation de la chronaxie notée chez certains sujets ne dépasse pas la moitié de celle constatée chez certains autres sujets se trouvant cependant dans les mêmes conditions expérimentales. Comme dans les expériences de Laugier et Néoussikine (53) et de Ufland et Latmanisowa (77), ces différences semblent être en relation avec l'intensité de l'effort.

Toutefois, nous estimons que le fait récemment mis en évidence par Marinesco et Kreindler (58) peut intervenir comme élément d'explication particulièrement important. Poursuivant l'étude de la constitution motrice, ces auteurs ont examiné du point de vue de leur comportement à la fatigue, 28 sujets de type endocrino-végétatif et somatique différent. La mesure de la chronaxie avant et après la téτανisation d'un muscle donné, leur a permis de mettre en évidence quelques variations réactionnelles systématiques. Ainsi, la variation de la chronaxie a été minime chez le type hypertyroïdien et très importante chez l'hypothyroïdien. De même est-elle petite chez l'individu qui a une constitution asthénique et très grande chez celui de constitution pycnique. Chez l'individu de constitution athlétique, la

courbe chronaximétrique de fatigue, quoique très haute, revient rapidement à sa valeur de repos.

La diminution de la chronaxie que nous avons trouvée dans la très grande majorité de nos expériences a été assez rarement signalée par les auteurs. A notre connaissance, il n'y a que trois recherches qui font mention de ce phénomène. Ces recherches d'ailleurs ont été effectuées dans des circonstances assez différentes des nôtres.

Ainsi par exemple, Altenburger et Kroll (3) le trouvent après la téτανisation électrique du muscle. Presqu'en même temps et indépendamment de ces auteurs, Laugier et Liberson (50) l'ont mis en évidence sur les muscles antagonistes de ceux directement intéressés par le travail au cours d'un exercice court, effectué sur l'ergographe à un rythme élevé (90 contractions par minute). Viziano (80) l'a noté dans 7 sur ces 8 déterminations faites sur des athlètes, avant et après une course de Marathon. Nous croyons intéressant d'apporter ainsi les résultats de nos recherches, confirmant ce phénomène sur 3 genres d'exercices musculaires et sur 15 sujets différents (141 expériences).

Que signifie cette diminution chronaxique survenant immédiatement après le travail musculaire ? Dans des recherches portant sur la modification des chronaxies après l'excitation téτανisante des muscles de l'homme, la circulation étant supprimée en même temps, Laugier et Néoussikine (53) ont montré que la diminution chronaxique constatée après l'exercice se prolonge tant que la circulation semble être liée aux conditions anaérobies de la contraction musculaire. De ce point de vue, il est possible d'expliquer les résultats de Laugier et Liberson (50). Ces auteurs n'ont trouvé la diminution de la chronaxie qu'après le travail de courte durée et de

grande intensité, exécuté à un rythme très rapide. Dans un travail de longue durée, mais modéré, la diminution de la chronaxie après l'exercice fait défaut. Or, c'est dans ces dernières conditions que la circulation sanguine a le temps de s'adapter aux exigences des muscles en travail.

CHAPITRE III

MODIFICATIONS DE LA CHRONAXIE AU COURS DE L'EXERCICE PHYSIQUE RÉPÉTÉ JUSQU'À L'ÉTABLISSEMENT DE L'ENTRAÎNEMENT

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES

La répétition d'un exercice musculaire d'après certaines règles, conduit à l'augmentation considérable du travail fourni. Parmi ces règles, l'augmentation de l'intensité et de la durée de l'effort, ainsi que l'interposition bien calculée des périodes de repos, sont d'importance primordiale. Ce fait, étudié depuis longtemps par Mosso (62), a été démontré par Ch. Henry (30) qui a établi une loi mathématique de l'entraînement. En même temps, Trêves (76) a entrepris l'étude des rapports entre le rythme des mouvements et le poids à soulever ; puis, Tigerstedt (75) cherche à préciser la progression de la courbe d'entraînement.

Cependant, d'autres auteurs [dont Lagrange (37), Ioteyko (33)] abordent l'étude des effets de l'entraînement physique sur l'organisme et en dégagent les caractéristiques essentielles : accroissement de la résistance à la fatigue, capacité d'effort plus considérable, meilleure habileté motrice. Donc, fonctionnement plus prompt et plus économique de l'organisme.

Pour acquérir cet état, toutes les fonctions de l'économie doivent concourir. A cette fin, elles subissent, sous l'influence de l'exercice, des modifications anatomo-physiologiques importantes. En effet, les recherches expérimentales démontrent ⁽¹⁾ que l'individu entraîné possède un système musculo-osseux plus puissant (59, 36,) ; son système nerveux subit des répercussions qui lui permettent une adaptation fonctionnelle plus rapide et plus adéquate (16, 28) ; sa respiration est plus ample (34) et le rendement du travail augmenté (24, 72) ; il possède une meilleure circulation réalisée à la fois par la tonification de son myocarde (31), par l'adaptation de son arbre vasculaire (35, 74, 79) et par les modifications sanguines qualitatives et quantitatives (5) ; l'état général de la nutrition est amélioré et un équilibre plus judicieux s'établit (9), permettant l'accroissement de la capacité de résistance de l'organisme.

Quant aux améliorations fonctionnelles des systèmes sensoriels et moteurs et du système nerveux central sous l'influence de l'exercice, il semble qu'ils contribuent au perfectionnement de la synergie fonctionnelle et de la coordination des mouvements. Or, nous avons vu que d'après Lapicque, le mécanisme intime de la coordination réside surtout dans l'action des centres supérieurs qui règlent le jeu chronologique des éléments intéressés dans l'accomplissement du mouvement. [Voir particulièrement les travaux de Lapicque et Kajiware (46), de Bremer et Rijlant (15), de Rudeanu (168) et de Bonvallet (10)].

Dans le chapitre précédent, nous avons exposé les

(1) Parmi les nombreuses recherches effectuées ces dernières années concernant les effets de l'entraînement physique, nous signalons seulement quelques mémoires dans lesquels on trouvera la documentation bibliographique respective.

modifications chronaxiques, constatées après la fatigue musculaire. Il est vraisemblable que ces modifications, en changeant les rapports des chronaxies des différents neurones, agissent à leur tour sur l'aiguillage des influx et par suite sur la coordination neuro-musculaire. Or, il n'existe aucune étude qui tienne compte des modifications de la chronaxie après le travail musculaire en fonction de l'entraînement. Il était d'autant plus important de combler cette lacune, que l'entraînement a une influence favorable sur le rendement et la régularité du mouvement, ainsi que sur son adaptation au but poursuivi. Nous avons jugé donc intéressant de rechercher les modifications de la chronaxie sous l'effet de l'exercice physique répété tous les jours et progressivement accru, au cours d'une période d'entraînement.

TRAVAUX PERSONNELS

Technique

Nous avons vu que pour effectuer chaque expérience, nous avons demandé aux sujets de poursuivre l'exercice jusqu'à l'épuisement. Pour acquérir un certain état d'entraînement, nos sujets répétaient les exercices musculaires quotidiens pendant 8 à 24 jours. Comme nous l'avons déjà dit, ces exercices concernaient 3 groupes musculaires et la chronaxie a été déterminée dans un cas sur le vaste interne du muscle quadriceps crural, dans un autre sur le faisceau vaste externe du triceps brachial, dans le troisième sur le muscle grand droit de l'abdomen.

Après chaque exercice, une courbe d'évolution de la chronaxie, mesurée au point moteur d'un des trois mus-

cles étudiés, a été déterminée généralement tous les deux jours. Nous avons déjà donné antérieurement toutes les indications utiles là dessus. Cette courbe ne présentait pas les mêmes caractéristiques, au début et à la fin de la période d'entraînement. Ainsi, l'influence de la répétition des exercices a pu être nettement saisie. Voyons quelles étaient les modifications que nous avons constatées.

RÉSULTATS

A la fin de la période d'entraînement, les résultats des expériences successives sur un même sujet ont été figurés sur des graphiques, afin de pouvoir nous rendre compte de la manière selon laquelle les variations journalières de la chronaxie après fatigue évoluent au cours de la période d'entraînement. Sur le même graphique nous indiquons la durée du temps mis chaque jour pour l'exécution de l'exercice jusqu'à l'épuisement. De tels graphiques sont représentés sur la figure 8 concernant 12 sur 15 de nos sujets. Les trois autres présentant quelques particularités, nous allons les examiner séparément.

Sur ces graphiques, l'axe des abscisses nous montre les jours de la période d'entraînement. Sur l'axe des ordonnées, les chiffres mis du côté gauche représentent le pourcentage de l'augmentation des chronaxies après l'effort, tandis que ceux mis du côté droit représentent la durée des exercices journaliers.

Nous voyons ainsi que :

1) La courbe de la durée des exercices, figurée en traits pointillés, marque une ascension assez régulière. Elle nous renseigne sur l'allure de l'augmentation de

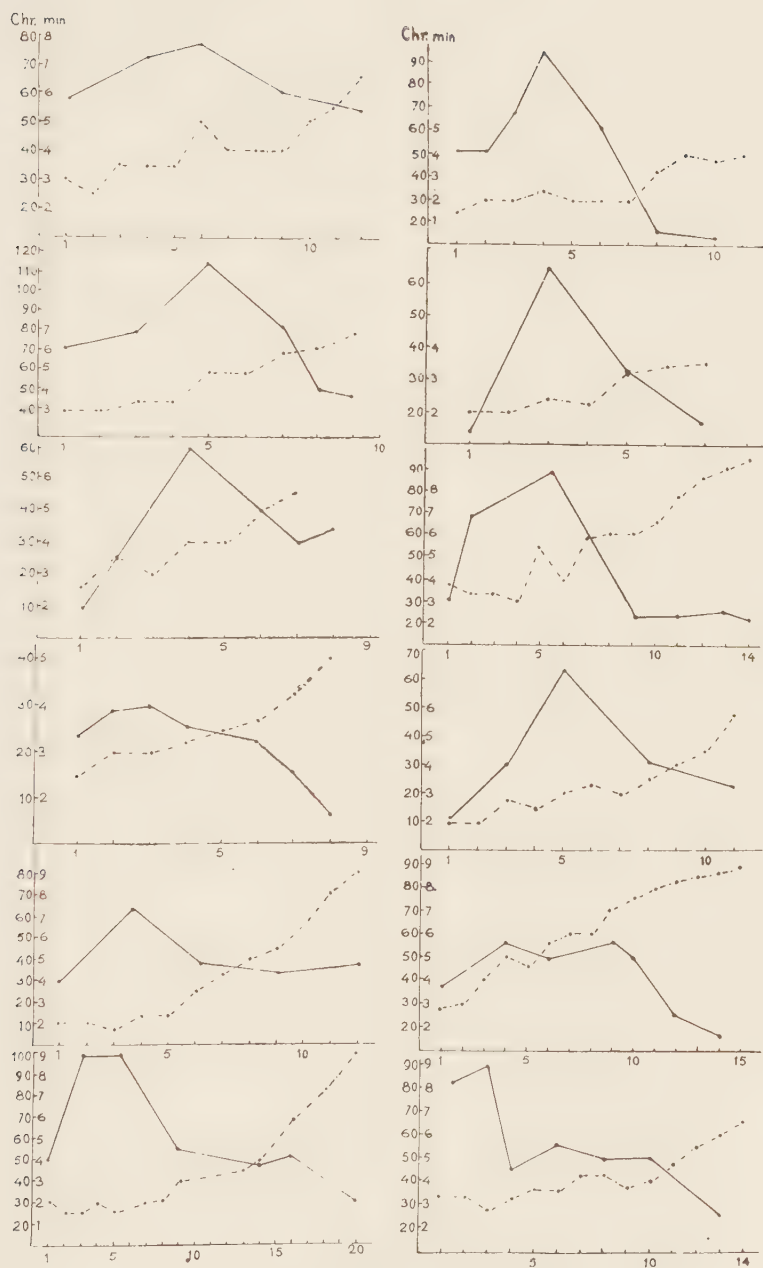


FIG. 8. — Sur cette figure, nous avons représenté sur l'axe des abscisses les jours successifs de la période d'entraînement à un exercice donné. En ordonnées, figurent les valeurs maxima de la chronaxie observée après le travail (en trait plein) et la durée de l'exercice (en pointillé).

la quantité de travail fourni par suite de la répétition des exercices. En effet, on constate que plus l'entraînement du sujet progresse, plus la durée de l'exercice qu'il peut exécuter est longue.

2) La courbe en traits pleins représente la valeur de l'écart entre la chronaxie que l'on trouve à l'état de repos avant l'exercice, et sa valeur maximum après l'effort. Cet écart est exprimé en pour cent de la valeur initiale de la chronaxie. Cette courbe présente en général une évolution de sens contraire par rapport à celui de la courbe précédente (celle des durées).

Le tableau et le graphique suivant (fig. 9) expriment le même résultat sous une forme différente. Chaque point des courbes figurées sur ce graphique représente la moyenne des résultats individuels trouvés sur les 15 sujets. Ainsi 141 expériences ont servi pour l'établissement de ce graphique. On y retrouve l'augmentation maximum de la chronaxie notée après l'exercice, qui décrit une courbe caractéristique et diminue au fur et à mesure qu'augmente l'état d'entraînement et, avec lui, la durée de chaque exercice.

Considérant cette courbe en détail, on peut constater que la durée de l'exercice progresse peu à peu dans les premiers jours. A partir du 6^e jour l'augmentation devient plus marquée et le 13^e jour, la pente de la courbe augmente brusquement.

La courbe de la chronaxie, après avoir subi une augmentation dans les premiers quatre jours jusqu'à 78 % de sa valeur de repos, descend progressivement jusqu'au 12^e jour ; puis sa pente devient un peu plus raide dans les deux-trois jours suivants, et vers la fin de la période, la chronaxie se stabilise autour de 13 % de sa valeur de repos.

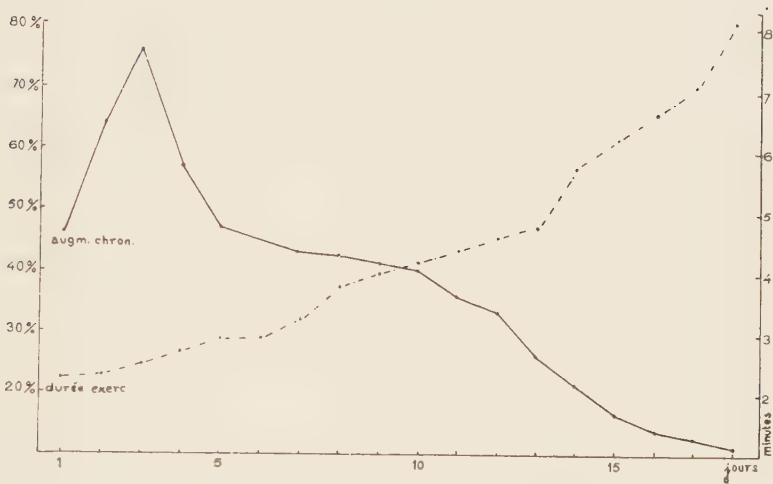


FIG. 9. — La courbe des augmentations maxima de la chronaxie après le travail et de la durée des exercices, constatées au cours d'une période d'entraînement de 18 jours. Moyenne des résultats de 15 sujets. Les données numériques de cette courbe sont représentées sur le tableau V.

TABEAU V

Jours	Durée de l'exercice	Augmentation de la chronaxie en %
1	2 min. 14 sec.	45,95
2	2 » 16 »	64,20
3	2 » 26 »	77,33
4	2 » 39 »	58,47
5	2 » 47 »	47,66
6	2 » 56 »	46,23
7	3 » 12 »	44,03
8	3 » 43 »	43,86
9	4 » 02 »	41,91
10	4 » 11 »	41,11
11	4 » 24 »	36,77
12	4 » 40 »	34,09
13	4 » 51 »	26,16
14	5 » 50 »	20,84
15	6 » 16 »	17,04
16	6 » 40 »	14,41
17	7 » 07 »	13,21
18	8 » 08 »	12,50

En général, à partir du 3^e jour, les deux courbes présentent un mouvement de sens contraire l'une par rapport à l'autre. D'après ces résultats, nous remarquons, après l'adaptation de l'organisme à l'effort au cours de la première semaine, une augmentation considérable du rendement et une amélioration sensible du fonctionnement musculaire.

Si nous considérons séparément les trois groupes d'expériences d'après le muscle qui agissait principalement et sur lequel nous faisons les mesures de la chronaxie, nous obtenons les graphiques suivants :

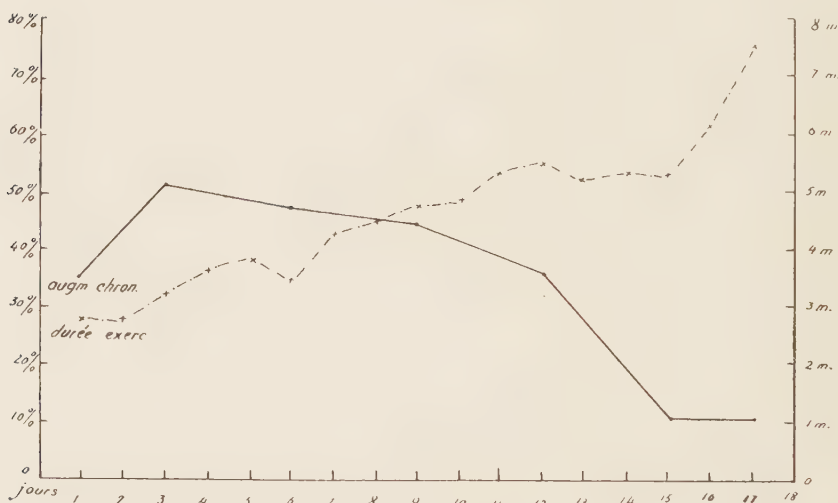


FIG. 10. — La courbe des augmentations maxima de la chronaxie après le travail et de la durée des exercices, constatées au cours d'une période d'entraînement de 18 jours. Moyenne des résultats de 7 sujets. Les déterminations de la chronaxie ont été faites sur le muscle vaste interne du quadriceps crural.

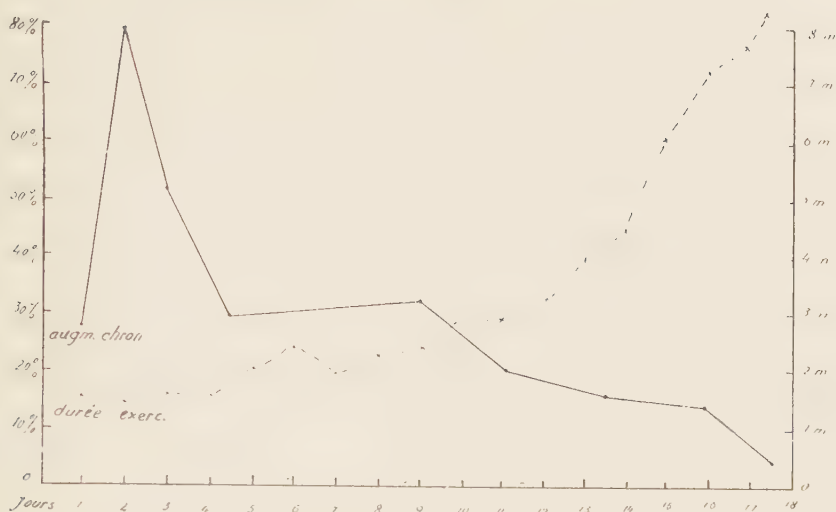


FIG. 11. — La courbe des augmentations maxima de la chronaxie après le travail et de la durée des exercices, constatées au cours d'une période d'entraînement de 18 jours. Moyenne des résultats de 5 sujets. Les déterminations de la chronaxie ont été faites sur le faisceau vaste externe du muscle triceps brachial.

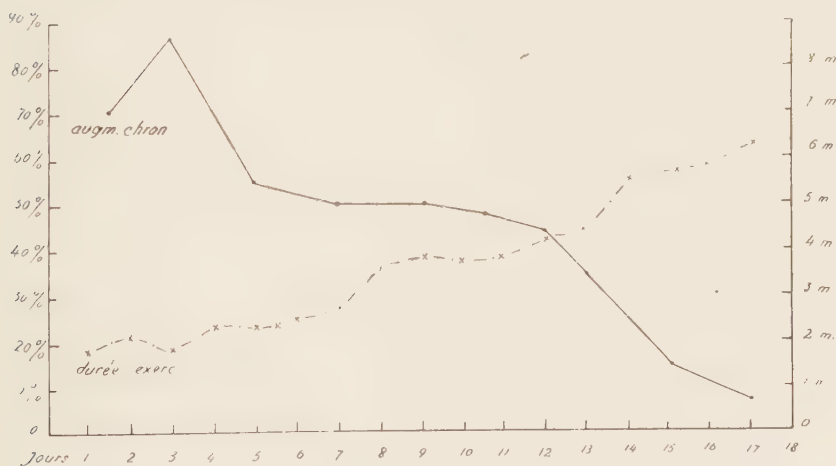


FIG. 12. — La courbe des augmentations maxima de la chronaxie après le travail et de la durée des exercices, constatées au cours d'une période d'entraînement de 18 jours. Moyenne des résultats de 3 sujets. Les déterminations de la chronaxie ont été faites sur le muscle grand droit de l'abdomen.

Sur ces graphiques on peut voir que les deux courbes (celle de la durée des exercices et celle de l'augmentation de la chronaxie) ont une allure générale semblable.

Il apparaît ainsi, que l'état d'entraînement se traduit par une diminution progressive de l'augmentation de la chronaxie consécutive à un exercice musculaire fatigant. C'est un phénomène qui semble présenter un intérêt en lui-même. Cependant l'examen plus approfondi de nos résultats nous conduit à faire une autre constatation curieuse. Nous savons que la courbe chronaxique déterminée après l'exercice peut être caractérisée par deux points extrêmes. L'un est le minimum constaté immédiatement après l'exercice, l'autre c'est le maximum qui apparaît environ un quart d'heure après la fin du travail.

Or, si ce dernier point (maximum) décrit une courbe caractéristique en fonction de l'entraînement, comme nous venons de le voir, il semble en être de même en ce qui concerne le minimum. En plus, ces deux courbes semblent présenter entre elles une relation assez étroite. C'est ainsi qu'au cours des expériences où le minimum est le plus bas, le maximum l'est également. En d'autres termes, ces deux repères de la courbe chronaximétrique subissent une évolution à peu près parallèle.

La figure 13 représente 12 courbes correspondant à 12 sujets. Sur l'axe des abscisses est marqué le nombre des jours depuis le début de l'entraînement ; sur l'axe des ordonnées, les valeurs relatives du maximum et du minimum de la chronaxie constatées sur chaque sujet après le travail au cours de l'expérience correspondante. L'échelle des valeurs relatives du maximum est réduite, sur ces graphiques, de moitié. La courbe en traits pleins représente l'évolution du maximum de la chronaxie en fonction de l'entraînement. On voit ainsi sur ce graphique qu'il existe, en général, un parallélisme entre ces deux courbes.

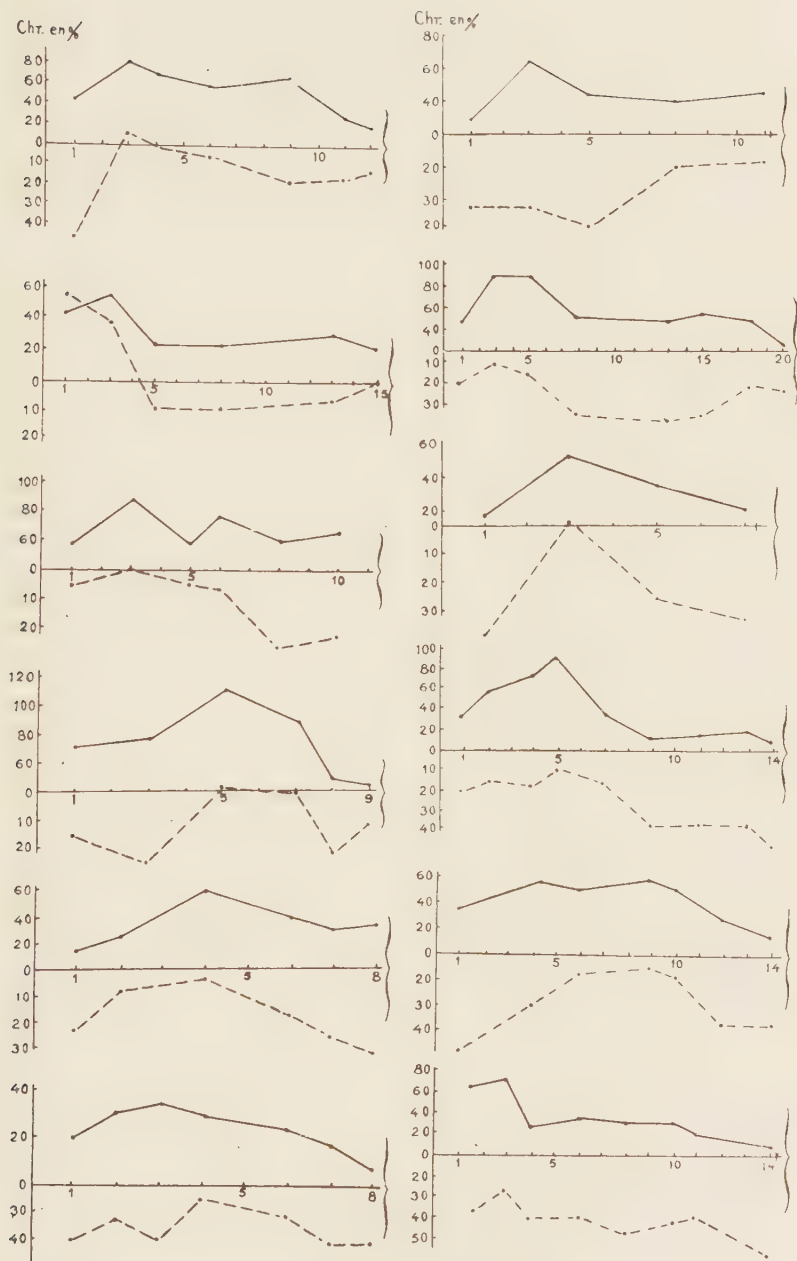


FIG. 13. — Sur ce graphique, nous avons représenté sur l'axe des abscisses les jours successifs de la période d'entraînement. En ordonnées, figurent les augmentations (en trait plein) et les diminutions (en trait pointillé) les plus marquées de la chronaxie déterminée après l'exercice au cours de l'entraînement (voir le texte).

Les choses se passent comme si la diminution de la chronaxie après le travail tendait à devenir de plus en plus importante, alors que l'augmentation par rapport à cette diminution conservait la même valeur relative, quel que soit l'état d'entraînement des sujets.

Nous signalons encore ici le fait suivant que nous avons constaté en examinant les résultats individuels des expériences. Notamment, le temps nécessaire pour

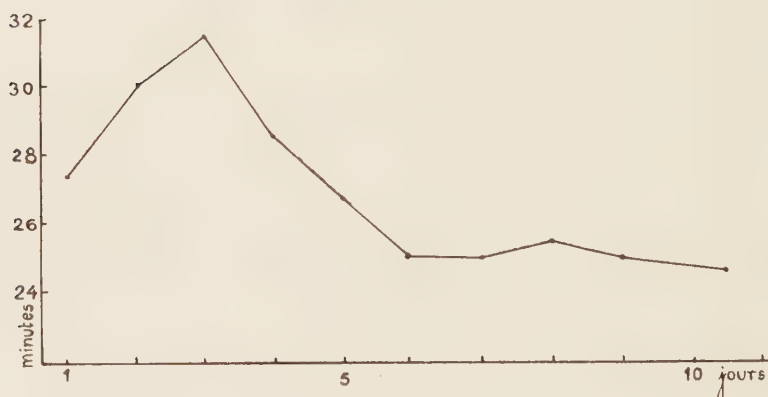


FIG. 14. — Cette courbe représente le temps de retour de la chronaxie après l'exercice. Sur l'axe des abscisses sont marqués les jours successifs de la période d'entraînement ; sur l'axe des ordonnées figurent les durées en minutes.

que les chronaxies, augmentées après la fatigue, reviennent à leurs valeurs initiales de repos, se raccourcit au fur et à mesure que l'entraînement se poursuit. De 30 minutes environ, dans les premiers trois jours, ce temps baisse à 25 minutes en moyenne, dans les trois derniers jours de la période d'entraînement.

Particularités de comportement

Parmi nos quinze séries d'expériences, nous en avons eu trois dont les résultats, d'une manière un peu particulière, sortent du cadre général de comportement que nous venons de voir.

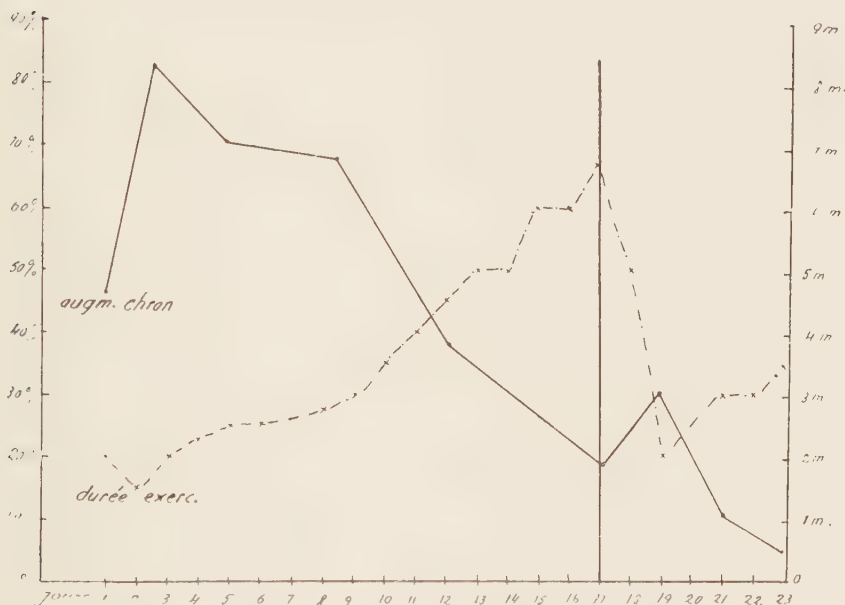


FIG. 15. — La courbe en trait plein représente les augmentations maxima des chronaxies après l'exercice, au cours d'une période d'entraînement du sujet 2 (M^{me} H...). Les durées des exercices quotidiens sont marquées en pointillé. (Voir dans le texte l'explication probable de l'accident que présentent ces courbes.)

a) Dans l'une de ces observations (sujet 2), les deux courbes, la durée de l'exercice et l'augmentation de la chronaxie, suivaient le type habituel jusqu'au 17^e jour quand le sujet eut une indisposition et une courbature générale. Aussitôt, la durée de l'exercice tombe brusquement et la courbe de la chronaxie présente au

contraire une tendance à l'augmentation, pour revenir à l'allure commune après que ce malaise soit passé.

b) Notre sujet 3 n'a pas voulu, volontairement, augmenter la durée de l'exercice pendant la période d'entraînement et l'a maintenu à 3 minutes et 30 secondes au cours de toutes les expériences. Chez ce sujet, la chronaxie, après avoir subi la modification habituelle

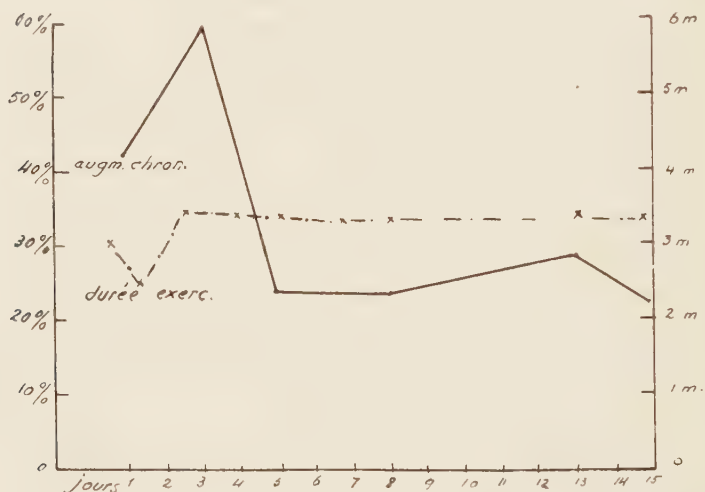


FIG. 16. — Augmentations maxima des chronaxies après le travail (en trait plein) chez le sujet 3 (M^{me} R...). La durée de l'exercice a été maintenue constante pendant toute la période d'entraînement.

dans les premiers jours, s'est ensuite établie à une valeur sensiblement constante. Ce cas nous donne une nouvelle démonstration du fait d'observation courante, qu'on ne peut pas obtenir une amélioration de l'état d'entraînement, sans augmenter graduellement l'effort.

c) Chez notre sujet 1, qui exerçait la profession de danseuse et possédait déjà un certain degré d'entraînement, l'augmentation des chronaxies a été toujours fai-

ble et sa modification au cours de la période d'exercices insignifiante.

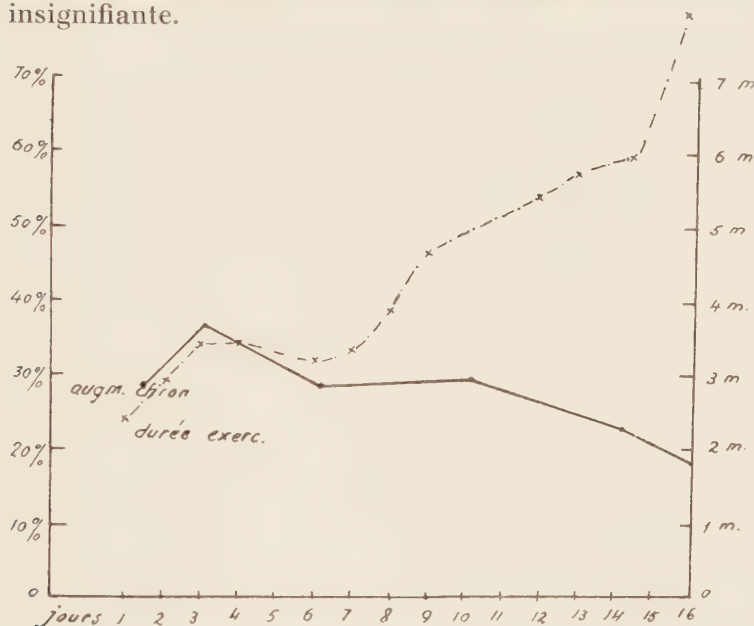


FIG. 17. — Evolution de deux courbes (augmentations maxima des chronaxies après le travail et durée des exercices) chez le sujet 1 (M^{me} T...). Ce sujet a été préalablement, partiellement, entraîné à ce genre d'exercice.

Il est à remarquer que chez les trois sujets ci-dessus, la courbe des diminutions maxima de la chronaxie immédiatement après l'exercice, garde l'allure générale de comportement (fig. 13).

RÉSUMÉ

Pour étudier les modifications de l'excitabilité neuromusculaire à la suite de l'entraînement physique, nous avons soumis nos quinze sujets à un exercice journalier et progressif. La chronaxie a été mesurée sur un des muscles particulièrement actifs dans l'exercice consi-

déré. Les déterminations de la chronaxie ont été faites pendant la période de repos, avant l'exercice et au cours de la demie-heure qui suivait celui-ci.

Les résultats de nos quinze séries d'expériences montrent que l'augmentation maximum de chronaxie après l'effort diminue au cours des expériences successives, quoique la durée de l'exercice s'accroît progressivement. En même temps, la valeur minimum de la chronaxie varie avec l'entraînement. D'une manière générale on peut affirmer qu'il y a, au cours de la période d'entraînement, un parallélisme entre la courbe du maximum d'augmentation et de diminution, observées dans la même expérience.

Un autre fait peut être signalé encore à la suite de l'entraînement de nos sujets. La durée de l'évolution des perturbations de la chronaxie engendrées par la fatigue, se raccourcit à la fin de la période d'entraînement. Par conséquent, le retour de la chronaxie, augmentée après l'exercice à sa valeur initiale, se produit plus rapidement chez un sujet entraîné.

Des faits analogues se retrouvent d'ailleurs sur d'autres phénomènes biologiques étudiés pendant l'entraînement, tels que la pression artérielle, le pouls, la respiration, les temps de réactions, etc.

Ces résultats peuvent être considérés comme témoignant des améliorations fonctionnelles du muscle entraîné. Dès lors, on peut rapprocher ces faits au perfectionnement de l'habileté manuelle et de la coordination des mouvements chez les individus entraînés ⁽¹⁾.

(1) Nous avons montré ailleurs (21) que la chronaxie de repos de 3 muscles (le muscle biceps dans 44 cas, le muscle deltoïde, faisceau moyen, dans 15 cas et la masse sacro-lombaire dans 28 cas) déterminée chez les étudiants de l'Institut d'Education Physique de Bucarest au cours d'une année scolaire d'entraînement, a diminué en moyenne de 23 % à 30 % de sa valeur initiale.

CONCLUSIONS

I. — L'accomplissement d'un mouvement volontaire est précédé d'une phase dite prémotrice, au cours de laquelle l'attention interviendrait, selon les psychologues, pour préparer son exécution. La recherche de la chronaxie de subordination des neurones périphériques permet de nous rendre compte, dans certaine mesure, de l'état d'activité des centres encéphaliques au cours de cette phase.

Nous avons étudié la modification de la chronaxie pendant la phase prémotrice de la contraction, en marquant à l'aide d'un signal auditif, les limites de la période pendant laquelle l'attention du sujet doit se concentrer et se diriger vers le mouvement à accomplir. Les expériences, au nombre de 169 et effectuées sur quatre sujets, ont porté sur les muscles extenseurs et fléchisseurs des doigts. Dans 151 expériences, ces muscles fonctionnaient comme agonistes, et dans 18 autres comme antagonistes. Au cours de ces dernières expériences, nous n'avons pas obtenu de résultats nets. Les 151 expériences, dont 102 faites sur l'extenseur et 49 sur le fléchisseur, nous ont donné des résultats plus caractéristiques. Quel que soit le muscle étudié, nous avons obtenu, dans 144 cas, une diminution de chronaxie pendant la phase prémotrice. Dans deux cas nous n'avons pas obtenu de modifications, et dans cinq autres, c'était

une augmentation de chronaxie que nous avons constatée. La valeur moyenne de la diminution est de 13 % pour l'extenseur et de 16 % pour le fléchisseur. L'amplitude des diminutions allait de 2 % à 30 % de la valeur de repos. Dans certains cas, elle était donc très petite et se trouvait à la limite des erreurs expérimentales. Cependant, la régularité de l'apparition de ces modifications nous permet de conclure que nous sommes en présence d'un phénomène réel.

II. — Dans la deuxième partie de ce travail, nous avons recherché les variations de la chronaxie sous l'influence de l'effort soutenu jusqu'à la fatigue. Les expériences, au nombre de 141, ont été effectuées sur quinze sujets, et ont porté sur les trois muscles suivants : 1° vaste interne du quadriceps crural ; 2° grand droit de l'abdomen ; 3° vaste externe du triceps brachial, ces muscles étant chacun particulièrement intéressés à l'accomplissement de l'exercice correspondant. Les résultats que nous avons obtenus montrent que :

a) La chronaxie est diminuée immédiatement après l'effort dans 83, 68 % des expériences. L'amplitude de cette diminution atteint, dans certains cas, la moitié de l'augmentation maximum. Au cours des premières 6 à 8 minutes après la cessation de l'exercice, la chronaxie revient à la valeur de repos initial, puis continue à monter pour atteindre sa valeur maximum vers les 14^e à 17^e minutes. Elle descend ensuite lentement et progressivement, et revient à la valeur initiale vers la trentième minute environ. Dans 22 % des cas, elle se stabilise un peu au-dessous de cette valeur.

L'augmentation maximum de chronaxie après fatigue peut atteindre, dans certaines expériences, 120 % de la

valeur de repos. Dans d'autres cas, pour un exercice effectué dans les mêmes conditions, l'augmentation n'atteint que la moitié de cette valeur. On peut observer par conséquent des différences individuelles considérables. D'après nos résultats, il semble que l'intensité de l'effort se trouve dans une certaine relation avec le degré de l'augmentation de chronaxie après le travail fatigant.

b) La rhéobase se trouve toujours augmentée après l'exercice. En revenant vers sa valeur de repos, elle présente un mouvement en sens inverse à celui de l'évolution de la chronaxie.

III. — Dans la troisième partie sont présentés les résultats concernant les modifications de la chronaxie au cours d'une période d'entraînement physique de 8 à 24 jours. Les 15 sujets ont pratiqué un exercice dont la durée augmentait progressivement chaque jour de la période d'entraînement. A la fin de la série d'expériences, cette durée atteignait une valeur de trois à quatre fois plus grande que celle du début, témoignant ainsi de l'état d'entraînement acquit par nos sujets à la suite de la répétition des exercices.

Parmi les caractères de la courbe, deux facteurs sont surtout à considérer :

a) L'augmentation maximum de la chronaxie après fatigue présente, au fur et à mesure que l'entraînement progresse, des valeurs de moins en moins élevées. Si l'on considère, en fonction de l'entraînement, la courbe des moyennes des chronaxies présentant chacune la valeur maximum trouvée au cours d'une expérience, on constate qu'après avoir monté dans les trois premiers

jours d'exercices jusqu'à 78 % au-dessus de sa valeur de repos, elle descend vers le 10^e jour jusqu'à 40 %, pour se stabiliser à la fin de la période d'entraînement autour de 13 % au-dessus de cette valeur initiale.

b) La diminution maximum de la chronaxie qu'on observe immédiatement après l'exercice, semble être en relation avec son augmentation maximum au cours de la même expérience. C'est-à-dire qu'au cours des expériences où le minimum est le plus bas, le maximum l'est également. Les deux courbes de l'augmentation et de la diminution maximum de la chronaxie subissent donc, au cours de la période d'entraînement, une évolution à peu près parallèle.

BIBLIOGRAPHIE

1. — ACHELIS, J. D. — Ueber die Umstimmung des peripheren motorischen Nerven. *Pflüger's Arch.* 1928. **219**. 411.
2. — ALTENBURGER, H. und GUTMANN. — Chronaxie und Aktionsstrombild bei Ermüdung durch Willkürkontraktion. *Z. Neur.* 128. **115**. 1.
3. — ALTENBURGER, H. und KROLL, W. — Chronaximetrische Ermüdungsstudien. *Z. Neur.* 1931. **132**. 484.
4. — ALTENBURGER, H. und WOLF. — Vestibulare Beeinflussbarkeit der Körpermuskulatur. *Z. f. die gesamte Neurologie und Psychiatrie*. 1932. **138**. 657.
5. — ARNOLD, A. — Blut, in *Normale und pathologische Physiologie der Leibesübungen*. Leipzig, Barth. 1933.
6. — ATHANASIU, I. — Recherches sur le fonctionnement des muscles antagonistes dans les mouvements volontaires. *C. R. Acad. Sc.* 1902. **134**. 311.
7. — BANU, G. — Recherches physiologiques sur le développement neuro-musculaire chez l'homme et l'animal. *Thèse Fac. des Sc.*, Paris, 1922.
8. — BEAUNIS, H. — Sur la contraction simultanée des muscles antagonistes. *C. R. Soc. Biol.* 1885. **37**. 345.
9. — BOIGEY, M. — *Manuel scientifique d'Éducation Physique*, 3^e éd. Paris, Masson. 1932.
10. — BONVALLET, M. — Recherches expérimentales sur le mécanisme de la régulation des chronaxies motrices périphériques. *Thèse Fac. des Sc.*, Paris, 1935.
11. — BOURGUIGNON, G. — *La chronaxie chez l'homme*. Paris, Masson. 1923.
12. — Variations de la chronaxie d'un muscle pendant la contraction volontaire de ses antagonistes chez l'homme normal. *C. R. Acad. Sc.* 1934. **199**. 489.
13. — BOURGUIGNON, G. et LAUGIER, H. — Variations de la chronaxie dans la fatigue par contraction volontaire soutenue chez l'homme. *C. R. Acad. Sc.* 1928. **187**. 846.

14. — BREMER, F. et RIJLANT, P. — Action de la strychnine sur l'excitabilité des différents éléments de l'arc réflexe. *C. R. Soc. Biol.* 1924. **91**. 110.
15. — — Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'action de la strychnine sur le système nerveux central. *C. R. Soc. Biol.* 1925. **92**. 199.
16. — BUYTENDIJK, F. J. J. — Nervensystem, in *Normale und pathologische Physiologie der Leibesübungen*. Leipzig, Barth. 1933.
17. — CARDOT, REGNIER, J., SANTENOISE, D. et VARÉ, T. — Excitabilité corticale et pneumogastrique. *C. R. Soc. Biol.* 1927. **96**. 698.
18. — CHAUCHARD, A. et B. et DENISSOF, P. — Mesure de la réaction de l'écorce des deux hémisphères cérébraux aux excitations thermiques périphériques unilatérales. *C. R. Soc. Biol.* 1933. **113**. 826.
19. — CHAUCHARD, A. et B. et DRABOVITCH, W. — Réflexes conditionnés et chronaxie. *C. R. Soc. Biol.* 1934. **116**. 959.
20. — COVACIU-ULMEANU. — Modifications de la chronaxie au cours de l'entraînement physique. *Le Travail Humain*, 1933. **1**. 56.
21. — — Comportement de la chronaxie au cours d'une période d'entraînement de longue durée. *Congrès international de Médecine appliquée à l'Education physique et aux sports*. Chamonix, 1934, et *Buletinul Societatii Medicale de Educatie Fizica*. 1934. **3**. 118.
22. — COVACIU-ULMEANU et NÉOUSSIKINE, B. — Influence de l'entraînement sur la modification de la chronaxie au cours de l'exercice physique. *C. R. Soc. Biol.* 1931. **108**. 1118.
23. — CREED, R. S., DENNY-BROWN, D., ECCLES, J. C., LIDDEL, E. G. T. and SHERRINGTON, C. S. — *Reflex activity of the Spinal Cord*. Oxford, Clarendon Press. 1932.
24. — DAUTREBANDE, L. — Les réactions respiratoires à l'entraînement. *Congrès international de Médecine appliquée à l'Education physique et aux sports*. Chamonix, 1934, et *Le Travail Humain*, 1935. **3**. 29.
25. — DRABOVITCH, W. et CHAUCHARD, A. et B. — Réflexes conditionnés et chronaxie. *C. R. Acad. Sc.* 1934. **198**. 1718.
26. — DRAGANESCO, St., SAGER, O. et KREINDLER, A. — Rigidité décérébrée dans un cas d'hydrocéphalie chez un enfant. Recherche sur l'excitabilité neuro-musculaire et labyrinthique. *L'Encéphale*. 1929. **7**. 661.
27. — DUCHENNE, G. (de Boulogne). — *Physiologie des mouvements*. Paris, Baillière, 1867.

28. FESSARD, A. et LAUGIER, H. — a) Indice de réparation neuro-musculaire. — b) Comparaison des temps de réaction de quelques athlètes, in *Ergebnisse der sportärztlichen Untersuchungen bei den IX Olympischen Spielen in Amsterdam* 1928. Berlin, Springer. 1929.
29. FICK, A. — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der irritablen Substanzen. Braunschweig, 1863.
30. — HENRY, Ch. — Recherches expérimentales sur l'entraînement musculaire. *C. R. Acad. Sc.* 1891. **112**. 1473.
31. HERXHEIMER, H. — Die Dauerwirkung harter Muskelarbeit auf Organe und Funktionen, in *Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie*. Berlin, Springer. 1930, et *Grundriss der Sportmedizin*. Leipzig, Thieme. 1933.
32. HOORWEG, L. — Ueber die elektrische Nervenerregung. *Pflüger's Arch.* 1892. **52**. 87.
33. IOTYKO, J. — Recherches expérimentales sur la résistance des centres nerveux médullaires à la fatigue. *Annales de la Société Royale des sciences médicales et naturelles de Bruxelles*, 1899. 8.f. 4.
34. — KNOLL, W. — Atmung, in *Normale und pathologische Physiologie der Leibesübungen*, Leipzig, Bart. 1933.
35. KNOLL, W. und FRONIUS, H. — Trainingsversuche an Ratten. *Arbeitsphysiologie*. 1932. **6**. 295.
36. KOHLRAUSCH, W. — *Z. Konstit.-lehre* 10, 1924. *Münch. med. Wschr.* 1924. 16.
37. — LAGRANGE, F. — *Physiologie des exercices du corps*. Paris, Alcan. 1869.
38. — LANGE, L. — Neue Experimente über der Vorgang der einfacher Reaction auf Sinneseindrücke. *Philosophische Studien*. 1888. **4**. 479.
39. — LAPICQUE, L. — *L'excitabilité en fonction du temps*. La chronaxie, sa signification et sa mesure. Paris, Les Presses Universitaires. 1926.
40. — — Physiologie générale du système nerveux, in *Nouveau Traité de Psychologie*, t. I. Paris, Alcan. 1930.
41. — — Plan d'une théorie physique du fonctionnement des centres nerveux. *C. R. Soc. Biol.* 1907. **63**. 787.
42. — LAPICQUE, L. et M. — Modification de l'excitabilité musculaire par la fatigue. *C. R. Soc. Biol.* 1919. **82**. 772.
43. — — Modification de l'excitabilité musculaire par la fatigue. *Institut Lannelongue d'hygiène sociale. Notes et mémoires*. Juin 1921. 15.
44. — — Modifications des chronaxies motrices périphériques par les centres nerveux supérieurs. *C. R. Soc. Biol.* 1928. **99**. 1947.

45. — — La chronaxie de subordination ; sa régulation réflexe. *C. R. Soc. Biol.* 1928. **99**. 1947.
46. — LAPICQUE, L. et KAJIWARA, S. — Changements dans les chronaxies péréphériques sous l'influence de l'alcool. *C. R. Soc. Biol.* 1930. **105**. 632.
47. — LAPICQUE, M. — Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs. *C. R. Soc. Biol.* 1923. **86**. 46.
48. — — Influence du Thalamus sur la chronaxie du nerf moteur. *C. R. Soc. Biol.* 1930. **105**. 848.
49. — LAUGIER, H. — Die Chronaxie. Methoden und Technik, in *Abderhalden's Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden*. Abt. V, Teil 5/A. Berlin u. Wien, Urban und Schwarzenberg. 1929.
50. — LAUGIER, H. et LIBERSON, W. — Variation de la chronaxie des antagonistes dans la fatigue d'un mouvement volontaire. *C. R. Soc. Biol.* 1931. **108**. 926.
51. — LAUGIER, H., LIBERSON, W. et NÉOUSSIKINE, B. — Variation de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme. *C. R. Acad. Sc.* 1930. **191**. 1079.
52. — LAUGIER, H. et NÉOUSSIKINE, B. — Modifications tardives de la chronaxie après le travail électriquement provoqué. *C. R. Acad. Sc.* 1931. **192**. 244.
53. — — Influence de la circulation sur les modifications tardives de la chronaxie après un travail électriquement provoqué. *C. R. Soc. Biol.* 1933. **113**. 1138.
54. — LATMANISOWA, L. W., UFLAND, J. M. et SCHAMARINA, N. — Ueber Schwankungen der Muskelchronaxie bei der Arbeit. *Arbeitsphysiologie*. 1932. **5**. 681.
55. — LIBERSON, W. — Attitude mentale et rythme des mouvements volontaires. *C. R. Soc. Biol.* 1935. **118**. 1047.
56. — MARINESCO, G. et BOURGUIGNON, G. — Variations de la chronaxie et de l'attitude des membres sous l'influence de la scopolamine et de l'ésérine dans deux cas de syndrômes parkinsoniens post-encéphalitiques. *C. R. Soc. Biol.* 1927. **99**. 207.
57. — MARINESCO, G., SAGER, O. und KREINDLER, A. — Ueber eine neue Methode der Funktionsforschung des Zentralnervensystems : die Subordinationschronaxie in der Pathologie. *Arch. f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten*, 1930. **90**. 517.
58. — MARINESCO, G. und KREINDLER, A. — Untersuchungen über die motorische Konstitution. *Arch. f. Psychiatrie*, 1933. **101**. 603, et *Buletinul Societatii Medicale de Educatie Fizica*, 1933. **2**. 105.

59. MATTHIAS. — *Einfluss der Leibesübungen auf das Körperwachstum*. Zürich und Leipzig. 1916.
60. MOLLARET, P. — Modifications des chronaxies des antagonistes sous l'influence de la posture locale et contralatérale chez le chien. *C. R. Acad. Sc.* 1934. **19**. 92.
61. MONNIER, A. M. — Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris. 1933, et *Arch. internat. Physiol.* 1933. **37**. 337.
62. MOSSO, A. — Les lois de la fatigue étudiées dans les muscles de l'homme. *Arch. it. de Biol.* 1890. **13**. 123.
63. ORBELI, L. — *Conférences de physiologie du système nerveux* (en russe). Leningrad, 1934.
64. OUCHTOMSKY, A. — *Travaux du laboratoire de physiologie de l'Université de Leningrad* (en russe). Leningrad, 1930.
65. PIÉRON, H. — Article : *L'attention*, in *Nouveau Traité de Psychologie*, t. IV. Paris, Alcan. 1934.
66. RICHER, P. — Du mode d'action des muscles antagonistes dans les mouvements très rapides, alternativement de sens inverse. *C. R. Soc. Biol.* 1895. **47**. 171.
67. RIZZOLO, A. — Etudes expérimentales sur l'excitabilité de l'écorce cérébrale du chien. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris, 1928.
68. RUDEANU, A. — Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements. *Thèse, Fac. des Sc.*, Paris, 1933.
69. SCHERMANN, L. — Der Einfluss von geistiger Arbeit auf die Muskelchronaxie. *Arbeitsphysiologie*. 1935. **8**. 446.
70. SCHRIEVER, H. — Variation des réflexes médullaires après ablation des différentes régions de l'encéphale. *C. R. Soc. Biol.* 1933. **114**. 912.
71. — Ueber den Einfluss übergeordneter Zentren auf die Summation in Rückenmark. II Mitteilung : Ergebnisse bei stückweise Abtragung des Gehirns sowie partieller Rückenmark — und Grenzstrangdurchschneidung. *Zeitschr. f. Biol.* 1934. **95**. 105.
72. SIMONSON, E. — Der Umsatz bei körperlicher Arbeit, in *Handbuch der Normalen und Pathologischen Physiologie*. Berlin, Springer. 1930.
73. SOURY, J. — *Le système nerveux central*. Paris, 1899.
74. THÖRNER, W. — Trainingsversuche an Hunden. III. Mitteilung Histologische Beobachtungen an Herz und Skelettmuskeln. *Arbeitsphysiologie*, 1934. **8**. 359.

75. — TIGERSTEDT, R. — Effort et travail, in *Livre jubilaire du Prof. Ch. Richet*, Paris, 1912.
76. — TRÈVES, Z. — Sur les lois du travail musculaire. *Arch. it. de Biol.* 1898. 30.
77. — UFLAND, J. M. und LATMANISOWA, L. W. — Einfluss der Arbeit auf die Chronaxie des Nervenmuskelapparates des Menschen. *Arbeitsphysiologie*. 1930. 5. 360.
78. — UFLAND, J. et WUHL, I. — De l'influence du travail intellectuel sur la chronaxie motrice et sensorielle. *Le Travail Humain*, 1935. 3. 153.
79. — VANOTTI, A. und MAGIDEY, M. — Untersuchungen Zum Studium des Trainierseins. V. Mitteilung : Ueber die Capillariesierung der trainierten Muskulatur. *Arbeitsphysiologie*. 1934. 7. 615.
80. — VIZIANO, A. — Sul comportamento della cronassia dopo un lavoro estenuante. *Rassegna di Medicina applicata al lavoro industriale*. 1933. 4. 125.
81. — WACHOLDER, K. — Willkürliche Haltung und Bewegung, in *Ergebnisse der Physiologie*. B. 26. München, Bergmann. 1928.
82. — WEISS, G. — Rôle de la quantité d'électricité dans l'excitation des nerfs. *C. R. Biol.* 1901. 101. 441.
-

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
AVANT-PROPOS	7
INTRODUCTION	9
COORDINATION DES MOUVEMENTS ET MOUVEMENT VOLONTAIRE..	10
La coordination médullaire.....	12
SUBORDINATION ET AIGUILLAGE DE L'INFLUX NERVEUX.....	15
La chronaxie.....	15
Disjonctions chronaxiques	16
Chronaxie de subordination.....	17
Recherches sur la subordination.....	20
BUT DE NOTRE RECHERCHE	21

CHAPITRE PREMIER

Modifications de la chronaxie des neurones périphériques au cours de la phase prémotrice.

POSITION DU PROBLÈME	25
RECHERCHES PERSONNELLES	28
Technique instrumentale	28
Marche des expériences.....	29
RÉSULTATS	31
Expériences sur l'extenseur.....	36
Expériences sur le fléchisseur.....	40
RÉSUMÉ	42

CHAPITRE II

Variations de la chronaxie après l'effort soutenu jusqu'à la fatigue.

	Pages
TRAVAUX ANTÉRIEURS	44
RECHERCHES PERSONNELLES	46
Technique	46
RÉSULTATS	47
Différences individuelles	52
RÉSUMÉ	53

CHAPITRE III

Modifications de la chronaxie au cours de l'exercice physique répété jusqu'à l'établissement de l'entraînement.

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES	57
RECHERCHES PERSONNELLES	59
Technique	59
RÉSULTATS	60
Particularités de comportement.....	69
RÉSUMÉ	71
CONCLUSIONS	73
BIBLIOGRAPHIE	77

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Les Canons Anthropométriques dans l'Art et dans la Science

Vu et approuvé :

Paris, le 17 Janvier 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

